

# THÈSE

Pour obtenir le grade de  
Docteur

**Délivré par** L'université de Montpellier

**Préparée au sein de l'école doctorale  
GAIA**

**Et de l'unité de recherche GECO (CIRAD)**

**Spécialité : Ecologie Fonctionnelle et Sciences  
Agronomiques**

**Présentée par** Charlotte Poeydebat

**Régulations écologiques d'un complexe de  
bioagresseurs du bananier dans un  
gradient de complexité végétale  
des agroécosystèmes**

**Soutenue le 14 décembre 2016 devant le jury composé de**

Mr Thierry DORÉ, Professeur, AgroParisTech	Rapporteur
Mr Sébastien BAROT, Directeur de Recherche, IRD	Rapporteur
Mr David BOHAN, Directeur de Recherche, INRA	Examineur
Mr Doyle MCKEY, Professeur des Universités, Université de Montpellier	Président, Examineur
Mr Philippe TIXIER, Chercheur, CIRAD	Directeur de thèse
Mr Dominique CARVAL, Chercheur, CIRAD	Co-encadrant de thèse
Mr Luc DE LAPEYRE DE BELLAIRE, Chercheur, CIRAD	Invité







## **Résumé**

L'intensification de l'agriculture et la simplification biologique des agroécosystèmes conduit à une perte des fonctions écosystémiques tandis que le contrôle chimique des bioagresseurs (BAG) n'est pas durable. La diversification des agroécosystèmes est plébiscitée de manière croissante pour restaurer les interactions positives entre les plantes, telles que la régulation des BAG, au bénéfice des cultures. Mais la diversification bien qu'elle implique un partage des ressources ne doit pas se faire au détriment des rendements. Si la diversité végétale est le support de services de régulation des BAG, quel devrait être le niveau de ces régulations pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition pour les ressources ? Quelles devraient-êtr la composition et la structure de la communauté de plantes pour optimiser de façon synergique les régulations de multiple BAG et la production ? J'ai d'abord quantifié par modélisation théorique les niveaux minimum de régulation des BAG requis pour compenser les pertes de rendement dues à la compétition, dans différents scénarios d'association et de ressources. J'ai ensuite réalisé une étude de terrain pour étudier les régulations écologiques de trois importants BAG du bananier dans un gradient de complexité végétale. Enfin, j'ai quantifié la part d'écart de rendement attribuable aux BAG et aux ressources. Je discute des interactions entre dégâts des BAG et compétition pour les ressources à l'échelle de la plante, des mécanismes de régulations écologiques des BAG du bananier et de la gestion de la végétation à l'échelle de la parcelle pour la régulation synergique des BAG et l'optimisation des rendements.

## **Mots-clés**

Communauté de plantes, réseau trophique, contrôle biologique, phytomètre, équations structurelles, modélisation théorique, service écosystémique, production de biomasse, écart de rendement

## **Unité d'accueil**

UPR GECCO - Fonctionnement écologique et gestion durable des agrosystèmes bananiers et ananas

CIRAD

Parc Scientifique 4

Boulevard de la Lironde

34398 Montpellier Cedex 5

**Title**

Ecological regulations of multiple banana pests along a gradient of agroecosystem plant complexity

**Abstract**

Agriculture intensification and biological simplification of agroecosystems lead to the loss of ecosystem functions while chemical control of pests is not sustainable. Agroecosystem plant diversification is increasingly recognized as a way to restore positive interactions among plants benefiting crops, such as pest regulations. But diversification that causes resource sharing must not be done at yields' expense. If vegetation complexity is the basis for pest regulation services, what should be the level of the regulations to compensate for yield losses due to competition for resources? What should be the composition and structure of the plant community to synergistically optimize multiple pest regulations and yields? First, I quantified by theoretical modeling the minimal levels of pest regulation required to compensate for yield losses due to competition in various association and resource scenarios. I then conducted a field study to study the ecological regulations of three important pests of bananas along a vegetation complexity gradient. Finally, I quantified the amount of yield losses attributable to pests and resources. I discuss the interactions between pest damage and resource competition at plant scale, the mechanisms implied in ecological regulations of the three banana pests and the management of the plant community at field scale for the synergic regulation of multiple pests and yield optimization.

**Keywords**

Plant community, food web, biological control, phytometer, structural equation modeling, theoretical modeling, ecosystem service, biomass production, yield gap

## Remerciements

Tout d'abord, merci à mes encadrants : Philippe Tixier, Dominique Carval et Luc De Lapeyre De Bellaire, pour leur confiance. Merci à Philippe pour son ambition, son optimisme et son enthousiasme sans faille, ainsi que pour sa grande disponibilité malgré la distance. Merci à Dominique Carval pour sa présence, sa bienveillance et son humour au quotidien pendant ces trois années. Merci à Luc pour son regard rigoureux, pour sa disponibilité et son écoute... Merci à eux trois pour leur implication, pour la justesse de leur encadrement, pour avoir su créer les conditions de ma réussite et su me transmettre un certain goût pour la recherche dans une ambiance humaine et décontractée (Pura vida !).

Je tiens à remercier Messieurs Thierry Doré, Doyle McKey, Sébastien Barot et David Bohan pour avoir évalué mon travail avec rigueur, précision et pertinence.

Merci à toute l'unité GECO, en Martinique comme à Montpellier, et à tout le CAEC en Martinique pour leur accueil, leur appui et leur convivialité.

Un immense merci à Marie-Odetta Daribo et Ignacio Rodriguez Arias pour leur aide et tous les moments passés ensemble sur le terrain, en Martinique et au Costa Rica respectivement. Merci également à la famille d'Ignacio pour sa gentillesse. Merci aux techniciens du CAEC, et en particulier Francesca Jean-Gilles, Olivier Birba, Jean-José Banidol, Camille Hubervic et Maurice Alier, pour leur aide ponctuelle. Merci à tout le personnel d'APPTA au Costa Rica, en particulier Walter Rodriguez et Carlos Lynch, pour l'accueil chaleureux et l'appui technique. Merci au personnel des laboratoires de nématologie du CAEC (Martinique), Christiane Mauriol et Roger Rieux, et de la CORBANA (Costa Rica), toute l'équipe de Randall Vargas, pour leur aide dans le traitement des échantillons de racines pour l'identification et le comptage des nématodes parasites.

Merci à Randall Vargas (CORBANA), à Christian Chabrier (CIRAD), à Patrick Quénéhervé (IRD) et à Jean-Michel Risède (CIRAD) pour le temps qu'ils ont consacré à partager avec moi leur expertise en nématologie. Merci à Philippe Ryckewaert (CIRAD) pour son aide en matière d'entomologie. Merci à Claire Guillermet et Raphaël Achard (CIRAD) pour tous les échanges constructifs

concernant la cercosporiose, les plantes adventices ou de couverture et d'autres aspects relatifs à la culture de la banane.

Merci aux planteurs ou responsables d'exploitation de Martinique : Denis Jarrin, Bernard Carole, Paul Marie-Magdeleine, Hugues Lenerand, Georges-Antoine Marmont, Daniel Nouvet, Nestor Marcelline, Alex, Jocelyne et Joris Paviot ; et du Costa Rica : Asdrubal & Victoriano Gabb Morales, Hypolito Muñoz, Felix, Leticia, Jeronimo Vargas, APPTA, Volker Ribniger & Alvaro Alvarado Montealto (Platanera Rio Slxaola) ; pour m'avoir permis de travailler dans leurs parcelles et pour avoir échangé avec moi, à l'occasion, à propos de leur travail et du mien.

Merci à Camille Montégu pour la quantité et la qualité du travail effectué pendant son stage dans le cadre de ma thèse.

Merci à François Affholder pour sa confiance et ses encouragements, qui m'ont mené jusqu'à cette thèse. Merci à Sonia Daniellou pour son accompagnement vers la réussite.

Merci à tous les amis qui m'ont accompagné pendant cette thèse : Mélissa, Diane-Laure, Elodie, Céline, Camille, Marjo, Xavier, Madison. Merci aux amis de Martinique : Alice, Marine, Jean & Tutu, mes supers colocs, et tous les autres Guigui, Cécé, Tom, Paupau, Nathan, Marie, Rebecca, Claire, Manu, Viquetor. Merci à Aniza, Dom & Djanéa, ma famille de cœur du Sud. Merci à mes fourmis, vous comté tant ! Evanne, Adrien, Alice, Fleur & Bartock, merci de votre gentillesse, de votre générosité et de votre bienveillance pendant la phase critique de fin de thèse. A tous, merci pour votre amitié sincère et généreuse, merci d'avoir su me soutenir, m'aider à relativiser et à déconnecter, à revenir à l'essentiel parfois. A tous les moments passés ensemble sur un bateau, dans un berlingo, sous l'eau, au bout du fil, à Moutte, à Roches Carrées ou à la Digue, à Saint-Anne, à Macabou, au Pays Basque, à Lyon, à Bordeaux, en Martinique, à Montpellier,... et surtout à tous ceux à venir !

Enfin, merci à toute ma famille, en particulier à ma sœur Emilie et à mes parents, pour leur amour et leur soutien sans faille.

## Avant-propos

La simplification biologique des agroécosystèmes conduit à la perte des fonctions écologiques assurées par cette biodiversité et à une réduction de la résilience des systèmes de production aux perturbations majeures, telles que le changement climatique. La conséquence de cette perte de fonctionnalité et de résilience est la dépendance de la production agricole à l'usage intensif de pesticides qui représentent une menace pour la santé humaine et les écosystèmes non cultivés, où ils peuvent aussi entraîner une perte de biodiversité et de fonctions. De plus, leur durabilité en tant que méthode de contrôle est questionnable aux vues de l'apparition de résistances chez de nombreux bioagresseurs. Dans le même temps, les progrès de l'écologie et son application aux systèmes cultivés, alors vus comme des « agroécosystèmes », permettent une reconnaissance croissante de l'importance de la biodiversité dans les parcelles pour restaurer les interactions positives entre les plantes dont peut bénéficier la culture, telles que la régulation des bioagresseurs. Les régulations écologiques des bioagresseurs entrent dans le cadre du paradigme de l'agro-écologie et reposent sur le concept de contrôle biologique de conservation (ou « conservation biological control »), qui correspond à la stimulation des ressources biologiques locales et de leurs effets sur les populations de bioagresseurs par la gestion de la complexité des habitats, c'est-à-dire de la communauté de plantes.

La diversification des agroécosystèmes induit un partage des ressources et peut affecter positivement ou négativement la production de la culture de rente. Il existe donc un risque de production qui peut menacer les revenus des agriculteurs et la sécurité alimentaire, alors même que la demande alimentaire globale est croissante. Ce risque limite généralement la transition vers les systèmes de production basés sur la biodiversité.

L'un des principaux défis de la recherche pour l'agriculture et de parvenir à faire converger écologie et agronomie pour comprendre et optimiser le fonctionnement écologique des agrosystèmes. Cela revient à repenser l'agriculture par et pour la conservation de la biodiversité. Pour cela, je crois qu'il faut placer la transdisciplinarité et l'étude intégrative de la complexité écologique des agroécosystèmes au cœur de la démarche scientifique.

Dans ce contexte, l'objectif de cette thèse est de comprendre l'effet global de la complexité de la végétation à l'échelle de la parcelle sur la production au travers de ses effets sur les régulations de différents types de bioagresseurs et sur le partage des principales ressources limitantes. Il s'agit d'identifier les caractéristiques de la complexité de la communauté de plantes, et les mécanismes écologiques qu'elles supportent, impliquées dans les régulations des bioagresseurs et le partage des ressources, ainsi que les éventuelles interactions entre ces mécanismes. La synthèse des effets de la complexité de la végétation permet de déduire des implications pratiques relatives à la gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle pour optimiser les services de régulation et de production et ainsi limiter l'usage des pesticides sans compromettre les niveaux de production.

J'ai réalisé cette thèse depuis la Martinique entre janvier 2014 et octobre 2016. Le terrain et l'acquisition des données ont eus lieu entre juillet 2014 et janvier 2016. Le chapitre 5 est un travail en cours et que je présenterai des résultats plus avancés lors de la soutenance et dans le manuscrit final. Ce chapitre fera l'objet d'une soumission à une revue scientifique à comité de lecture.

Le travail présenté dans ce manuscrit fait l'objet de multiples valorisations scientifiques sous formes de publications dans des revues à comité de lecture et de communications dans des congrès nationaux et internationaux.

### Articles à paraître

Poeydebat, C., Carval, D. De Lapeyre De Bellaire, L. & Tixier, P., 2016. *Balancing competition for resources with multiple pest regulation in diversified agroecosystems: A process-based approach to reconcile diversification and productivity*. Ecology & Evolution. **Chapitre 3**

### Articles soumis, en révision

Poeydebat, C., Tixier, P., De Lapeyre De Bellaire, L. & Carval, D., 2017 ? *Plant richness enhances banana weevil regulation in a tropical agroecosystem by affecting a multitrophic food web*. Biological Control. **Chapitre 4. II**

Poeydebat, C., Chabrier, C., Carval, D., De Lapeyre De Bellaire, L., Vargas, R., Daribo, M.-O. & Tixier, P., 2017 ? *Does plant richness alter multitrophic soil food web and promote plant-parasitic nematode regulation in banana agroecosystems ?* Applied Soil Ecology. **Chapitre 4. I**

## Articles soumis prochainement

Poeydebat, C., Carval, D., Tixier, P. & De Lapeyre De Bellaire, L., 2017 ? *Ecological regulation of black leaf streak disease driven by plant richness in banana-based agroecosystems*. Phytopathology. **Chapitre 4. III**

## Communications orales

Poeydebat, C., Carval, D., De Lapeyre De Bellaire, L. & Tixier, P., 2015. *Biodiversification des agroécosystèmes - Compromis entre régulation des bioagresseurs et compétition pour les ressources*. Symposium Risques et Modèles en Epidémiologie humaine, animale et végétale, 19-20 Mai 2015, Point-à-Pitre, Guadeloupe. **Chapitre 3**

Poeydebat, C., Carval, D., De Lapeyre De Bellaire, L., Chabrier, C., Vargas, R., Daribo, M.-O., Rodriguez Arias, I. & Tixier, P., 2016. *Multiple pests' ecological control driven by plant richness in banana agrosystems*. ISHS-ProMusa Symposium 2016, 11-14 Oct 2016, Montpellier, France. **Chapitre 4**

Poeydebat, C., Carval, D., Chabrier, C., De Lapeyre De Bellaire, L. & Tixier, P., 2016. *Effect of plant diversity on above and below ground food webs, perspectives to enhance pest regulations in agroecosystems*. SFE International Conference on Ecological Sciences, 24 – 28 Oct 2016, Marseille, France. **Chapitre 4**

## Posters

Poeydebat, C., Carval, D., De Lapeyre De Bellaire, L. & Tixier, P., 2014. *Multi-pest regulation for the compensation of the yield losses due to competition in bananas - A theoretical modelling approach to design sustainable management strategies*. BES – SFE Joint Annual Meeting, 9-12 Dec 2014, Lille, France. **Chapitre 3**

Poeydebat, C., Carval, D., De Lapeyre De Bellaire, L. & Tixier, P., 2016. *Balancing competition for resources with multiple pest regulation in diversified agroecosystems: A process-based approach*. 5<sup>th</sup> International EcoSummit, 29 Aug-1 Sep 2016, Montpellier, France. **Chapitre 3**





# Table des matières

Remerciements .....	5
Avant-propos .....	7
Chapitre 1 - Introduction générale.....	17
Chapitre 2 - Matériel et méthodes.....	33
I. Modèle d'étude : les agroécosystèmes bananiers.....	33
I.1. Biologie du bananier.....	33
I.2. Importance alimentaire et économique .....	35
I.3. Bioagresseurs du bananier .....	36
I.3.1. Les nématodes parasites des racines .....	37
I.3.1.1 Biologie .....	37
I.3.1.2 Impacts sur la production et moyens de contrôle .....	38
I.3.1.3 Régulations écologiques.....	39
I.3.2. Le charançon du bananier .....	40
I.3.2.1 Biologie .....	40
I.3.2.2 Impacts sur la production et moyens de contrôle .....	41
I.3.2.3 Régulations écologiques.....	42
I.3.3. La cercosporiose noire.....	42
I.3.3.1 Biologie .....	42
I.3.3.2 Impacts sur la production et moyens de contrôle .....	44
I.3.3.3 Régulations écologiques.....	45
II. Matériel et Méthodes .....	47
II.1. Régions d'étude.....	47
II.2. Choix des placettes et installation des phytomètres .....	49
II.3. Caractérisation de la végétation .....	55
II.3.1. Richesse des plantes.....	56
II.3.2. Ouverture de la canopée.....	58
II.3.3. Couverture du sol .....	58
II.4. Caractérisation du climat et du sol.....	59
II.4.1. Echantillonnage des sols.....	59
I.1.1. Relevés climatiques .....	59
II.5. Caractérisation des réseaux trophiques d'arthropodes et de nématodes .....	60
II.5.1. Réseau trophique d'arthropodes .....	61
II.5.2. Réseau trophique de nématodes .....	62

II.6. Lutte chimique et effeuillage.....	63
II.7. Abondance, dégâts et étapes du cycle de vie des BAG .....	63
II.7.1. Nématodes .....	64
II.7.1.1 Abondance.....	64
II.7.1.2 Dégâts.....	64
II.7.2. Charançon.....	65
II.7.2.1 Abondance.....	65
II.7.2.2 Dégâts.....	66
II.7.3. Cercosporiose noire.....	66
II.7.3.1 Sources d'inoculum .....	66
II.7.3.2 Abondance de spores .....	66
II.7.3.3 Densité de lésions et durée d'incubation.....	68
II.7.3.4 Evolution des lésions .....	69
II.8. Production de biomasse .....	69
III. Démarche globale.....	70
III.1. Quantification des niveaux de régulation des BAG requis pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition .....	70
III.2. Quantification des services de régulation des BAG.....	71
III.3. Mécanismes de régulation des BAG en lien avec la complexité de la végétation .....	71
III.4. Quantification des parts d'écart de biomasse attribuables aux BAG et aux ressources en lien avec la complexité de la végétation .....	72
Chapitre 3 – Quantification des niveaux de régulation des BAG requis pour compenser les pertes de rendement par approche théorique .....	73
I. Balancing competition for resources with multiple pest regulation in diversified agroecosystems: A process-based approach to reconcile diversification and productivity .....	75
I.1. Introduction.....	76
I.2. Methods .....	78
I.2.1. Process-based approach.....	78
I.2.2. Application to virtual scenarios of banana agroecosystem diversification.....	79
I.2.3. Quantifying pest regulation service that would compensate for competition in diversified agroecosystems .....	83
I.2.4. Sensitivity of crop yield to pest regulation in diversified agroecosystems .....	84
I.3. Results .....	85
I.3.1. Quantifying pest regulation service that would compensate for competition in diversified agroecosystems .....	85
I.3.2. Sensitivity of crop yield to pest regulation in diversified agroecosystems .....	86

I.4. Discussion .....	89
I.5. Acknowledgments .....	93
I.6. Supplementary Materials .....	93
Chapitre 4 – Quantification des services de régulation et mise en évidence des mécanismes de régulation de trois BAG du bananier .....	95
I. Does plant richness alter multitrophic soil food web and promote plant-parasitic nematode regulation in banana agroecosystems?.....	97
I.1. Introduction.....	98
I.2. Methods .....	100
I.2.1. Study regions .....	100
I.2.2. Phytometers .....	101
I.2.3. Plant community .....	101
I.2.4. Soil properties and free-living nematode.....	102
I.2.5. PPN abundance and damage assessment.....	103
I.2.6. Structural equation modelling.....	105
I.3. Results .....	107
I.4. Discussion .....	110
I.4.1. Effects of plant community and soil properties on the free-living nematodes .....	110
I.4.2. Regulation of PPN abundance.....	113
I.4.2.1 Associational susceptibility.....	113
I.4.2.2 Predation .....	114
I.4.2.3 Non-trophic interactions with free-living nematodes.....	114
I.4.2.4 Differences among PPN responses.....	115
I.4.3. PPN damage .....	116
I.4.4. Conclusion .....	117
I.5. Acknowledgements .....	117
I.6. Supplementary Materials .....	119
II. Plant richness enhances banana weevil regulation in a tropical agroecosystem by affecting a multitrophic food web.....	123
II.1. Introduction.....	124
II.2. Methods .....	125
II.2.1. Study sites and design .....	125
II.2.1. Plot-scale plant community.....	126
II.2.1. Multiple trophic groups of ground-dwelling arthropods .....	127
II.2.2. Banana weevil abundance and damage.....	130

II.2.3. Data Analysis .....	132
II.3. Results .....	133
II.3.1. Plot-scale plant community.....	133
II.3.2. Effects of plant species richness and soil cover on multitrophic food web of ground-dwelling arthropods .....	135
II.3.3. Biological control of the banana weevil by natural enemies .....	136
II.3.4. Effect of total plant species richness on natural enemies and pest regulation services .....	137
II.4. Discussion .....	139
II.4.1. Effect of plant species richness and soil cover on multitrophic food web of ground-dwelling arthropods .....	139
II.4.2. Plant richness and the biological control of the banana weevil by natural enemies....	141
II.5. Conclusion .....	142
II.6. Acknowledgments .....	143
III. Ecological regulation of black leaf streak disease driven by plant richness in banana-based agroecosystem .....	145
III.1. Introduction.....	146
III.2. Methods .....	149
III.2.1. Study region and agroecosystem characterization .....	149
III.2.2. Disease cycle monitoring.....	151
III.2.2.1 Level of local inoculum sources (IS).....	151
III.2.2.2 Spore abundance (SA) .....	152
III.2.2.3 Incubation period on phytometers (IP).....	153
III.2.2.4 Lesion density on phytometers (LD).....	153
III.2.2.5 Disease severity .....	153
III.2.3. Assessment of BLSD regulation .....	154
III.2.4. Plant community characteristics related to BLSD regulation.....	156
III.3. Results .....	158
III.3.1. General description of the plant community in the plots.....	158
III.3.2. Assessment of BLSD regulation .....	160
III.3.3. Plant community characteristics related to BLSD regulation.....	160
III.4. Discussion .....	161
III.5. Conclusion .....	169
III.6. Acknowledgments .....	170
III.7. Supplementary Materials .....	171

Chapitre 5 – Effets du partage des ressources et de la régulation des BAG sur la production de biomasse.....	175
I. Présentation de l’approche et des résultats préliminaires .....	177
I.1. Décomposition des écarts de biomasse .....	177
I.2. Effets de la complexité de la végétation sur les écarts de rendement associés au partage des ressources.....	186
I.3. Effets de la complexité de la végétation sur la matière organique.....	188
I.4. Effet du partage des ressources sur les écarts de rendement associés aux dégâts des BAG	189
II. Discussion .....	190
II.1. Effet de la complexité de la végétation sur les écarts de rendement associés au partage des ressources.....	191
II.2. Effet du partage des ressources sur les écarts de rendement associés aux dégâts des BAG .....	195
I.1. Ecart de biomasse résiduels.....	197
Chapitre 6 – Discussion générale .....	199
I. Mise en évidence des mécanismes de régulation écologique de trois BAG du bananier.....	199
I.1. Services de régulation des BAG .....	199
I.2. Synthèse sur les mécanismes de régulation écologique des nématodes parasites du bananier .....	202
I.3. Synthèse sur les mécanismes de régulation écologique du charançon du bananier.....	204
I.4. Synthèse sur les mécanismes de régulation écologique de la cercosporiose noire .....	206
I.5. Mécanismes de régulation écologique en fonction des caractéristiques des BAG.....	208
II. Implications pratiques pour la gestion de la communauté de plantes à l’échelle de la parcelle pour la fourniture de services de régulation multiples.....	210
III. Services de régulation des bioagresseurs et de production dans les agroécosystèmes diversifiés .....	213
III.1. Effets globaux de la végétation sur les services .....	213
III.2. Interactions entre plantes et service de production.....	217
III.3. Réconcilier biodiversité et production .....	223
IV. Réflexions sur la démarche et études futures .....	227
IV.1. Réflexions sur la démarche expérimentale.....	227
IV.2. Perspectives générales.....	229
Conclusion générale .....	231
Annexes .....	233
I. Annexe A – Description du modèle du Chapitre 3 .....	233
II. Annexe B – Code du modèle du Chapitre 3.....	237

Bibliographie.....	243
--------------------	-----

# Chapitre 1 - Introduction générale

La conversion d'habitats naturels en surface agricole, la fragmentation des habitats naturels épargnés et la simplification biologique des agroécosystèmes (AES) à l'échelle du paysage et de la parcelle qui ont accompagné la mutation de l'agriculture au 20<sup>ème</sup> siècle, ont été la cause d'un appauvrissement et d'extinctions biologiques aux niveaux génétique, génotypique et spécifique (Vitousek et al. 1997). Si l'agriculture n'est pas profondément repensée, la conversion des terres pour l'agriculture et l'intensification de celle-ci devrait rester l'une des principales causes de perte de biodiversité jusqu'à la fin du siècle, notamment dans les régions tropicales (Green et al. 2005; Rosenzweig 2003; Sala et al. 2000; Tilman et al. 2001b).

La perte de biodiversité et son homogénéisation affectent le fonctionnement des écosystèmes et peut altérer certains services écosystémiques tels que la production ou la régulation des bioagresseurs (BAG) (Balvanera et al. 2006; Hooper et al. 2012). L'autonomie des AES vis-à-vis des moyens artificiels de lutte contre les BAG dépend donc de la biodiversité qu'ils contiennent. Dans la suite de l'introduction, le terme BAG fera référence aux BAG non-végétaux en général, incluant notamment les arthropodes, les nématodes et les champignons.

Depuis le milieu du 20<sup>ème</sup> siècle, le succès de la révolution verte repose sur l'augmentation de la production grâce à l'usage de fertilisants, de l'irrigation et de pesticides (Tilman et al. 2001b), pour compenser les services écosystémiques perdus par simplification biologique. Les prévisions à l'horizon 2050 suggèrent que cette tendance à l'intensification par les intrants ne soit pas prête de s'inverser (Tilman et al. 2001b) alors même que ce type de pratiques représente déjà une importante source de pollution environnementale et de problèmes sanitaires (Aktar et al. 2009; Bocquené and Franco 2005; Cabidoche et al. 2009; Tilman et al. 2002). Ces 50 dernières années, la pollution environnementale, la perte de biodiversité (incluant les gènes de résistance aux BAG dans les populations), la dégradation des sols (réduisant la surface de terres arables) et l'insécurité alimentaire sont devenues des problématiques globales, créant un besoin urgent de changer nos modes de production, de rechercher des pratiques agroécologiques alternatives basées sur l'ingénierie des communautés de plantes permettant de restaurer les fonctions des

écosystèmes utiles pour la régulation des BAG (Birch et al. 2011; Lewis et al. 1997; Zhao et al. 2016).

L'hypothèse de diversité-stabilité propose que des communautés végétales diverses biologiquement souffrent moins d'invasions biologiques, incluant les infestations par des BAG, que les monocultures (Elton 1958). Depuis les années 1990 et de manière croissante, la diversification des communautés de plantes dans les AES est considérée comme un outil prometteur pour restaurer les interactions positives entre les plantes (Altieri 1999; Gurr et al. 2003; Isbell 2015; Leakey 2014; Malézieux et al. 2009; Tscharntke et al. 2012). Mais il existe une infinité de scénarios de complexité végétale pour les agroécosystèmes, de la simple association de deux espèces à des communautés de plantes cultivées et non-cultivées spatialement et temporellement diversifiées (Gurr et al. 2003; Malézieux et al. 2009). Certains auteurs recommandent même d'utiliser les écosystèmes naturels comme modèles pour la conception de systèmes de culture diversifiés afin de reproduire leur fonctionnement (Altieri 2002; Jackson 2002; Malézieux 2011). De plus, dans les faits, la complexité de la communauté de plantes peut produire deux effets contrastés : 1) une résistance d'association, si les dégâts du BAG sont moindres après diversification (Balvanera et al. 2006; Tahvanainen and Root 1972), et 2) une susceptibilité d'association, si les dégâts du BAG sont plus importants après diversification. Des méta-analyses ont montré que la diversification des AES à l'échelle de la parcelle était positivement liée à la régulation écologique des BAG dans de nombreux cas et pour divers types de BAG (Letourneau et al. 2011; Quijas et al. 2010), supportant la prévalence de la résistance d'association comme réponse à la diversité. Cependant, dans un nombre non-négligeable de cas, une plus grande diversité de la communauté de plantes peut conduire à une plus grande abondance de BAG (Norris and Kogan 2005; Schroth et al. 2000) et à des dégâts plus importants (Letourneau et al. 2011; Quijas et al. 2010).

Il faut alors comprendre comment la complexité de la végétation affecte la régulation des BAG pour pouvoir déterminer le type de complexité végétale et les pratiques de gestion associées qui délivreront les services ciblés et remplaceront éventuellement les intrants externes (Gaba et al. 2015; Malézieux et al. 2009). Dans cette thèse, il sera question de complexité de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle et de ses effets sur les régulations écologiques des BAG dans les compartiments



aériens et souterrains des agroécosystèmes. Je ne m'intéresse pas aux aspects temporels de la complexité.

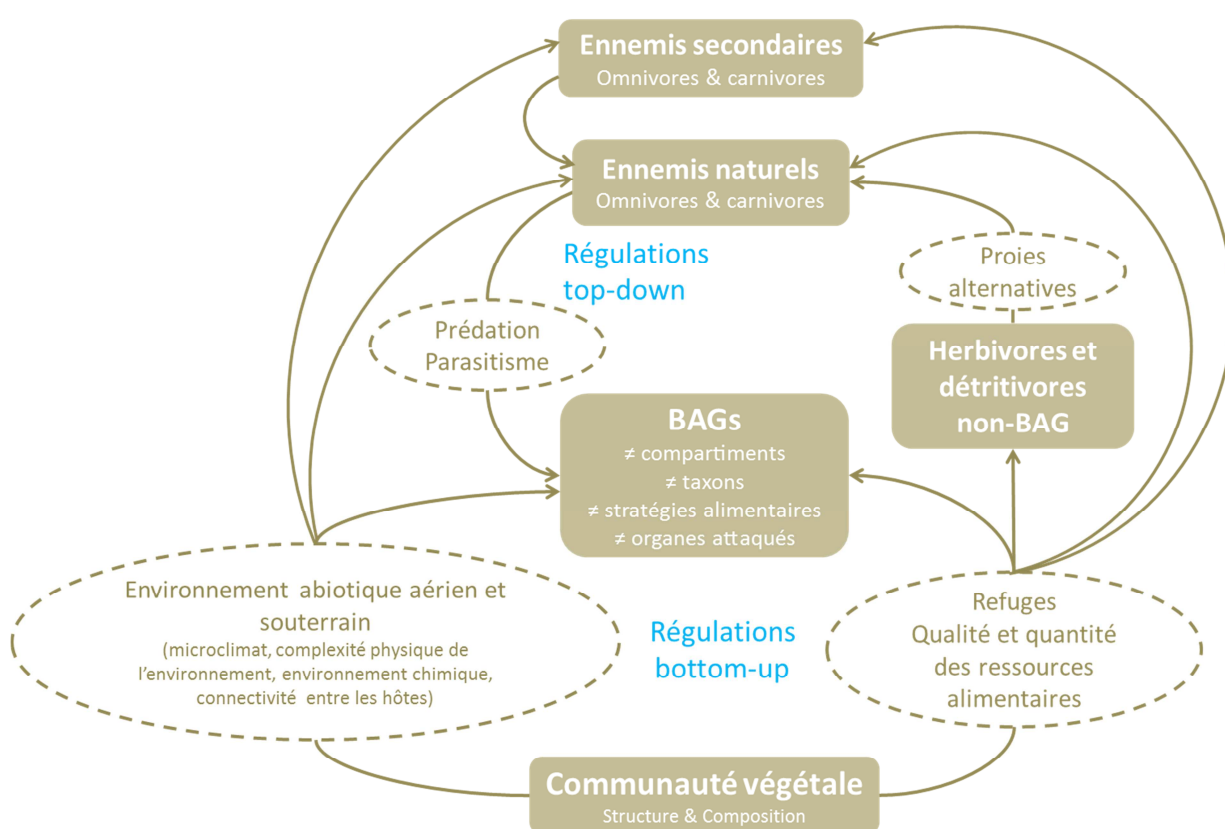
La complexité d'une communauté de plantes a plusieurs dimensions. A l'instar d'un paysage, elle se décompose en deux dimensions fondamentales : la composition, spécifique ou génétique par exemple, et la structure physique ou arrangement spatial (Malézieux et al. 2009). Ces deux dimensions fondamentales se décomposent ensuite selon différents axes et à différents niveaux d'organisation de la biodiversité, tels que la diversité, la richesse et l'arrangement spatial à l'échelle de la communauté, ou encore tels que l'identité fonctionnelle à l'échelle de l'espèce ou de la population (architecture, statut d'hôte, susceptibilité aux BAG). Ces différentes dimensions de la complexité peuvent être impliquées de différentes manières dans la régulation des BAG, au travers d'effets spécifiques relatifs à la composition de la communauté de plantes, ou physiques (non-spécifiques) relatifs à la structure de la communauté. La conception de communautés de plantes résistantes aux BAG devrait être basée à la fois sur la sélection d'espèces appropriées (composition spécifique, composition en traits fonctionnels) et sur l'optimisation de leur arrangement spatial (structure) (Gaba et al. 2015).

Tel qu'introduit par De Bach (1964), le contrôle biologique est l'action combinée d'un complexe d'ennemis naturels (prédateurs, parasites, pathogènes, compétiteurs), pour la réduction de la densité de population d'un BAG (herbivore, parasite ou pathogène) à un niveau plus faible qu'il ne serait en leur absence. Le contrôle biologique fait souvent référence à l'introduction massive d'un organisme exogène choisi pour son potentiel pour la régulation d'un BAG (Eilenberg et al. 2001; van der Putten et al. 2006). Dans ce cadre, le contrôle biologique est censé être assuré par une relation stricte d'un à un, alors que les fonctions écosystémiques dépendent plus souvent d'un certain niveau de biodiversité et de multiples interactions (Polis and Strong 1996). Une vision élargie du contrôle biologique, appelée contrôle biologique de conservation est définie comme suit par Barbosa (1998) :

*“Conservation biological control involves the use of tactics and approaches that involve the manipulation of the environment (i.e, the habitat) of natural enemies so as to enhance their survival, and/or physiological and behavioral performance, and resulting in enhanced effectiveness. [...] In general, habitat manipulations may entail the elimination or mitigation of detrimental*

*conditions, or the enhancement or induction of favorable factors that are lacking in the habitat, or present at inadequate levels.”*

Cette définition suggère que la régulation des BAG se fonde sur la stimulation des ressources biologiques et des fonctions écologiques locales par le biais de la gestion de la communauté de plantes, vue comme une matrice d'habitats (habitat physique et climat) et de ressources, pour promouvoir l'abondance, la diversité et l'activité des ennemis naturels des BAG mais aussi pour rendre le milieu défavorable au BAG lui-même (Landis et al. 2000) (**Figure 1**).



**Figure 1.** Schématisation du concept de contrôle biologique de conservation des bioagresseurs et voies de régulation top-down et bottom-up découlant de la complexité de la communauté de plantes (à partir de Gurr et al., 2003).

Manipuler la complexité des habitats est une des clés pour la restauration des fonctions écosystémiques supportées par la biodiversité en général (Loke et al. 2015). Concevoir des communautés de plantes diverses biologiquement et intrinsèquement résistantes aux BAG requiert d'identifier les processus écologiques responsables de la régulation des BAG (Gaba et al. 2015) et les propriétés de

composition et de structure de la communauté de plantes responsables de ces processus. Je présente, ici, les mécanismes liés à la complexité de la communauté de plantes et reportés comme étant impliqués dans la régulation des BAG de taxons variés, mobiles ou dispersés par l'eau ou le vent, et présents dans le compartiment aérien ou souterrain. Ces mécanismes sont susceptibles d'affecter les BAG et/ou leurs ennemis naturels, et indirectement d'interférer dans leurs interactions. Je présente d'abord les mécanismes liés à la structure de la communauté de plantes, puis ceux liés à sa composition.

La structure de la communauté de plantes, notamment la présence d'une strate de plantes hautes, modifie la pénétration de lumière et les courants d'air à l'intérieur de la canopée et affecte ainsi la température et l'humidité à l'intérieur de la parcelle. Par exemple, dans les plantations de café ombragées la température maximale est 8°C plus basse et l'humidité 20% plus élevée que dans les plantations en plein soleil (Mariño et al. 2016). La structure de la communauté de plantes peut également modifier la variabilité saisonnière du climat (Lin 2010). La présence d'arbres constituant une canopée supérieure explique ainsi une large part du climat à l'intérieur de la parcelle. L'hétérogénéité des formes de plantes présentes induit une variabilité microclimatique à l'intérieur de la parcelle, mais aussi au sein de la canopée et à la surface des feuilles (Costes et al. 2013; Pincebourde and Woods 2012; Seidelmann et al. 2016). La modification des microclimats à l'échelle des feuilles a un impact particulier sur les communautés de micro-organismes épiphylls qui peuvent être impliquées dans la régulation de pathogènes responsables de maladies foliaires (Gilbert et al. 2007; Pincebourde and Woods 2012). L'effet de la structure de la communauté de plantes sur le climat du compartiment aérien peut également se propager dans le compartiment souterrain (Zhao et al. 2014) et affecter l'activité des micro-organismes du sol (Lange et al. 2014) à la base des réseaux trophiques souterrains.

La structure de la communauté de plantes à différents niveaux (architecture, densité, arrangement spatial) détermine la distance et la connectivité entre les hôtes ou les patches d'habitats, ainsi que leur accessibilité (Costes et al. 2013). Ainsi, les barrières physiques et la fragmentation des habitats créées par certains schémas structurels de la communauté de plantes peuvent limiter la dispersion ou la migration

des BAG ou de leurs ennemis (Birkhofer et al. 2008; Finch and Collier 2000; Francis et al. 1990; Henri et al. 2015).

Globalement la structure de la végétation joue sur les conditions climatiques et la capacité de dispersion et de migration des BAG et de leurs ennemis naturels.

Concernant la composition de la communauté de plantes, trois caractéristiques paraissent importantes en termes de régulation des BAG : la diversité, la richesse et l'identité des plantes. La diversité fonctionnelle des plantes détermine la diversité des niches écologiques et la diversité de l'écosystème plus largement. Elle détermine l'abondance et la richesse des différents groupes trophiques, et structurent les interactions et le niveau de connectivité entre les groupes trophiques (Altieri 1999; Cardinale et al. 2006; Scherber et al. 2010; Soliveres et al. 2016). La richesse de la communauté de plantes détermine la qualité des ressources à la base des réseaux trophiques aériens (herbivore et détritivore) et souterrains par le biais des débris végétaux et des exsudats et dépôts racinaires. Elle affecte donc les communautés d'organismes du sol et leur activité (de Deyn et al. 2004; Eisenhauer et al. 2010; Lange et al. 2015; Seidelmann et al. 2016; Zhao et al. 2014). La composition de la communauté de plantes détermine également le type de résidus végétaux déposés au sol et peut affecter les communautés d'organismes évoluant au sol (Rivers et al. 2016). L'identité des plantes peut également affecter qualitativement les propriétés physico-chimiques (pH) du sol et la structure du réseau trophique (Cesarz et al. 2013).

Dans le contexte de la régulation des BAG, l'identité des plantes peut recouvrir les notions de statut d'hôte (à l'échelle de l'espèce), de degré de sensibilité à un BAG (à l'échelle de la population/génotype) ou d'identité chimique (composition en éléments minéraux et émissions de composés secondaires). Selon l'hypothèse de concentration des ressources ou effet de dilution (Root 1973), l'introduction ou la présence de plantes non hôtes de BAG dans une communauté de plantes réduit la capacité d'un BAG à localiser et infester les plantes hôtes présentes (Ratnadass et al. 2012; Trenbath 1993). Il a même été montré que plus la proportion de plantes non-hôtes est importante plus l'effet de dilution est important (Sibma et al. 1964). Par ailleurs, l'introduction d'hôtes alternatifs ayant un niveau de sensibilité au BAG ou un pouvoir d'attraction du BAG différent peut modifier le niveau d'exposition et

d'infestation du génotype hôte présent initialement (Barbosa et al. 2009; Didelot et al. 2007; Staudacher et al. 2013). L'identité chimique peut correspondre à la teneur des tissus de la plante en différents éléments minéraux, ce qui influence subséquemment la qualité des ressources à la base des réseaux trophiques aériens et souterrains (débris végétaux). Par ailleurs, l'identité chimique peut correspondre à la production de signaux chimiques allélopathiques ou des substances biocides constituant des barrières chimiques aux BAG (Deberdt et al. 2012; Finch and Collier 2000; Ratnadass et al. 2012; Rodriguez-Kabana and Kloepper 1998; Yeates 1987).

Les effets de la complexité de la végétation s'appliquent au compartiment aérien comme au compartiment souterrain mais la réponse du compartiment souterrain semble être plus faible que celle du compartiment aérien (Scherber et al. 2010). Les réponses des réseaux trophiques du compartiment souterrain sont souvent retardées ou plus faibles par rapport à celles des réseaux trophiques du compartiment aérien. La complexité de la communauté de plantes a des effets faibles, sur le court-terme ou décalés dans le temps sur les réseaux trophiques du sol comparé aux effets qu'elle a sur les réseaux trophiques du compartiment aérien (Holtkamp et al. 2008; Korthals et al. 2001). Les propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols sont plus ou moins favorables à la présence de nombreux organismes fousseurs, prédateurs ou antagonistes (nématodes, arthropodes et larves d'arthropodes, vers de terre, bactéries, champignons et protozoaires), qui contribuent au contrôle biologique des BAG (Zhao et al. 2016). L'activité des racines affecte les propriétés biologiques et physico-chimiques du sol environnant (Pagès 2002 dans Costes et al. 2013).

### **Question**

Quelle complexité de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle (composition et structure) pour stimuler quelles fonctions écologiques de support des services de régulation des BAG ?

Il n'y a pas que la communauté de plantes qui soit complexe. Ainsi, les réseaux trophiques impliqués dans la régulation des BAG sont plus complexes qu'il n'y paraît (Polis and Strong 1996) et les cultures peuvent être attaquées par plusieurs BAG simultanément.

La simplification et la linéarisation des réseaux trophiques conduisent à une sous-estimation des fonctions et services écosystémiques associés à la complexité de la végétation (Polis and Strong 1996; Soliveres et al. 2016). La plupart des études existantes s'intéressent à l'abondance ou la richesse d'un seul ou quelques groupes trophiques (par exemple un BAG herbivore et un groupe trophique d'ennemis naturels) (Soliveres et al. 2016), alors que les relations trophiques linéaires « un-à-un » sont plutôt rares dans les systèmes naturels et que la fourniture d'un service écosystémique résulte plus fréquemment de l'agrégation des actions de plusieurs espèces ou de plusieurs processus écologiques. La diversité des ennemis naturels et la redondance fonctionnelle dans les réseaux trophiques jouent un rôle important dans la régulation des BAG (Philpott et al. 2012; Straub and Snyder 2008).

La complexité de la végétation peut affecter les BAG directement mais aussi les différents groupes d'un réseau trophique parmi lesquels les proies ou hôtes alternatifs des ennemis naturels et les ennemis naturels. La relation entre la diversité végétale et l'abondance des BAG peut devenir complexe car certaines propriétés de la végétation peuvent avoir des effets antagonistes en termes de services espérés sur les BAG et leurs ennemis. Il est important de disposer d'éléments sur la biologie des BAG et de leurs ennemis pour ajuster le plus finement possible la composition et la structure de la végétation.

Une culture peut être attaquée simultanément par plusieurs BAG pouvant présenter des caractéristiques différentes en termes de (i) taxon, (ii) traits d'histoire de vie, (iii) compartiment (aérien, souterrain), (iv) organe de l'hôte attaqué, et (v) stratégie d'alimentation (spécialiste vs. généraliste). En fonction de leurs caractéristiques, les BAG peuvent avoir des réponses différentes à la complexité de la végétation, complexifiant la mise en œuvre du contrôle biologique de conservation. Par exemple, il est plus probable que la diversité de plantes confère une résistance d'association à des BAG spécialistes plutôt que généralistes (Castagneyrol et al. 2012; Jactel and Brockerhoff 2007). Peu d'études portent simultanément sur les effets de la

complexité végétale sur plusieurs BAG d'une même culture simultanément et ces dernières considèrent généralement des cultures annuelles, des BAG d'un même taxon, des milieux tempérés et s'intéressent plus souvent aux effets de la complexité extra-parcellaire ou à l'échelle du paysage ou aux effets des pratiques agronomiques de manipulation de la végétation (Balzan et al. 2016; Balzan and Moonen 2014; Fok et al. 2014; Henri et al. 2015; Keren et al. 2015; Soto-Pinto et al. 2002; Werling and Gratton 2010; Zaller et al. 2009). Concevoir des communautés de plantes intrinsèquement résistantes à un complexe de BAG requiert de comprendre l'effet de la complexité de la végétation sur les différents BAG. La composition de la communauté de plantes et son arrangement dans l'espace résultent alors des synergies et/ou des compromis entre les processus de régulation des différents BAG. A notre connaissance, très peu d'études portent sur les effets de la complexité de la végétation (états du système le long d'un gradient) à l'échelle de la parcelle sur la régulation simultanée de trois BAG de taxons distincts dans les AES semi-pérennes tropicaux (Soto-Pinto et al. 2002).

#### **Question**

Quelles composition et structure de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle pour optimiser de manière synergique les régulations écologiques de différents BAG ?

L'un des principaux freins à la complexification végétale des AES est probablement son potentiel impact négatif sur le rendement de la culture principale (Letourneau et al. 2011; Quijas et al. 2010) et l'incomplète compréhension des facteurs menant à ces pertes. La maximisation du profit est un des principaux objectifs des agriculteurs, les recommandations techniques basées uniquement sur leurs implications biologiques sont moins susceptibles d'avoir un impact que celles pour lesquelles les implications économiques sont comprises. Les agriculteurs n'ont pas seulement besoin de savoir quelle biodiversité conserver et comment le faire, mais également quels en seront les coûts et les bénéfices. Le service de production ne peut donc pas être négligé dans une démarche de conception d'AES bio-divers, et notamment pour maximiser leur mise en œuvre par les agriculteurs.

La relation entre la biodiversité et la profitabilité d'un AES est généralement vue comme un compromis, notamment sur le court-terme. A titre d'exemple, les producteurs de cacao et de café de diverses régions du monde coupent les arbres dans leurs parcelles pour augmenter leurs revenus sur le court-terme (Tscharntke et al. 2011), alors même que l'ombrage peut avoir des effets très restreints sur les rendements au court-terme et que l'absence de ces arbres peut avoir des effets négatifs sur la production sur le long-terme (Hundera et al. 2013; Tscharntke et al. 2011). Parfois, cependant, la réduction de l'ombrage permet effectivement d'augmenter de manière substantielle les revenus des agriculteurs en n'ayant qu'un impact mineur sur la biodiversité et les services écosystémiques associés (Steffan-Dewenter et al. 2007).

Dans les écosystèmes naturels, la production de biomasse augmente avec la biodiversité soit par complémentarité entre génotypes ou espèces pour l'utilisation des ressources, soit par dominance d'une espèce plus performante (Hooper et al. 2012; Loreau et al. 2001). Cela signifie qu'en théorie les performances des espèces dans un peuplement plurispécifique peuvent être supérieures ou inférieures à leurs performances en peuplement monospécifique. Ainsi, la maximisation de la production d'une espèce en particulier, comme c'est généralement le but en agriculture, sera plus ou moins atteinte en fonction de la performance de cette culture relativement aux autres espèces présentes dans la communauté. Si l'objectif est de maximiser la production globale d'un ensemble de plantes cultivées simultanément en association, la problématique est autre. Dans les deux cas, il faudra faire les bonnes combinaisons de plantes pour ne pas pénaliser la production.

Il n'est pas évident que les systèmes de culture diversifiés permettent de surpasser les rendements des peuplements monospécifiques (Cardinale et al. 2011). La diversité dans une communauté de plantes impose soit un partage des ressources entre les espèces présentes, une compétition (Malézieux et al. 2009), soit une capture différée dans le temps, dans l'espace ou dans la forme entre les espèces, une complémentarité. Le type d'interaction prépondérant dépend de la disponibilité des ressources dans le milieu mais aussi des complémentarités fonctionnelles et architecturales des plantes en termes d'acquisition des ressources (Brooker et al. 2015; Roscher et al. 2012; Zuppinger-Dingley et al. 2014). La différenciation ou complémentarité des niches et la facilitation entre espèces peuvent augmenter la



performance de la communauté par rapport à celle de l'espèce seule. La complémentarité requiert une divergence de traits morphologiques ou physiologiques liés à l'usage des ressources et résulte souvent en un gain de rendement (Hooper and Dukes 2004). La facilitation a lieu quand une espèce fournit des ressources ou améliore les conditions pour la croissance d'une autre espèce en modifiant l'environnement biotique ou abiotique (Brooker et al. 2008; Callaway 1995). Par exemple, la facilitation de l'accès à l'eau par remontée hydraulique entre espèces ayant des systèmes racinaires architecturalement différents a été montré (Pang et al. 2013; Sekiya et al. 2011). La facilitation entre espèces de plantes peut également être véhiculée par des micro-organismes (Hauggaard-Nielsen and Jensen 2005; Li et al. 2009). Plus que la diversité spécifique, c'est donc la diversité fonctionnelle qui influence le fonctionnement de l'écosystème (Ewel and Bigelow 1996). Pour maximiser les synergies et minimiser la compétition, le choix des plantes et leur arrangement spatial dans une communauté bio-diverse doivent dépendre des traits des différentes plantes. Les espèces et/ou les génotypes doivent être sélectionnés de manière à ce que leurs traits fonctionnels et leur stratégie pour l'acquisition des ressources soient complémentaires (Gaba et al. 2015). La qualité et la quantité de la production agricole peuvent être améliorées par le biais d'interactions écologiques telles que la facilitation ou la complémentarité, notamment dans des environnements pauvres en ressources.

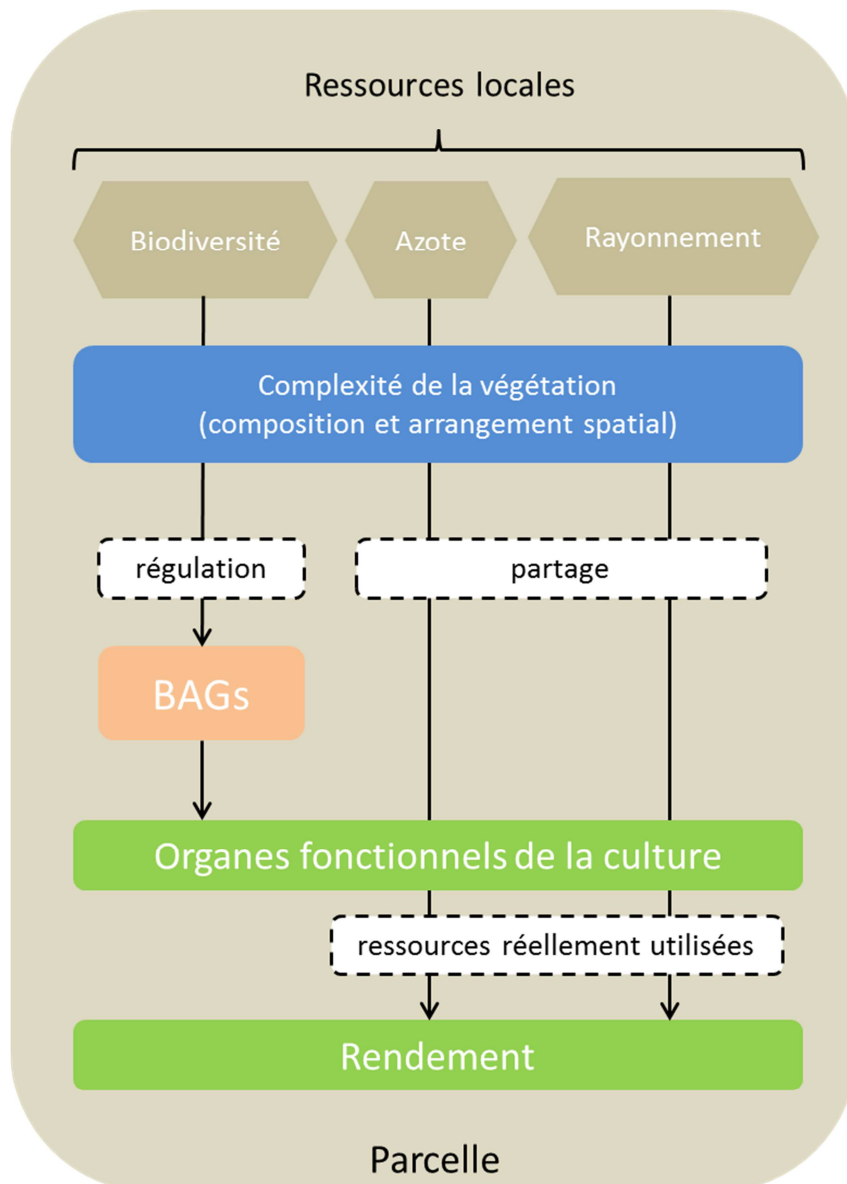
Dans un agroécosystème biologiquement divers, la compétition pour les ressources entre les espèces végétales et les dégâts des BAG aux organes de la culture impliqués dans l'acquisition des ressources interagissent à l'échelle de la plante cultivée pour déterminer son niveau de production. Une trop forte compétition entre plantes peut entraîner des pertes dépassant les gains issus du rétablissement de la régulation des BAG. Pour une plus large mise en œuvre de la diversification des AES, des règles d'assemblage de la végétation doivent être élaborées qui résultent en des scénarios « win-win » (synergies) ou « win-no loss » en termes de régulation des BAG et de rendement. Des exemples de synergies entre biodiversité et profit existent pour de nombreux écosystèmes. Ces synergies reposent sur une amélioration de la fourniture de certains services écosystémiques, comme par exemple l'amélioration du contrôle de BAG grâce à une communauté de prédateurs plus diversifiée et robuste (Gordon et al. 2007; Poveda et al. 2008; Poveda et al.

2012). Ce type de scénario émergerait plus vraisemblablement de cas où la complémentarité entre plantes prévaut sur la compétition. En cas de prévalence de la compétition, le niveau de service de régulation fourni par la biodiversité devrait être suffisant pour compenser, voire dépasser, les pertes de rendement induites par la compétition pour les ressources. La plus grande productivité des écosystèmes diversifiés est généralement attribuée à des interactions positives entre les plantes en termes d'utilisation des ressources, mais elle peut aussi être liée à une meilleure régulation des BAG (Haddad et al. 2009; Tilman et al. 2001a). Les traits des plantes devraient être choisis pour leur rôle dans les processus liés à la régulation des BAG et pour leur complémentarité en termes d'usage des ressources.

#### Question

Quelles composition et structure de la végétation pour optimiser de manière synergique les régulations des BAG et les rendements ?

La biodiversité, l'azote et le rayonnement peuvent être vus comme des ressources locales utiles à la culture. Leur passage au travers du filtre de la complexité de la végétation à l'échelle de la parcelle détermine le niveau de partage des ressources et de régulation des dégâts des BAG. Cela détermine subséquemment les ressources réellement utilisées par la culture et donc le rendement (**Figure 2**). Pour optimiser le rendement d'une culture dans un agroécosystème biologiquement divers, la somme des résultats des interactions entre les plantes (partage des ressources et régulation des BAG) doit donc être positive.



**Figure 2.** Passage des ressources locales (biodiversité, azote et rayonnement) au travers du filtre de la complexité végétale déterminant la régulation des bioagresseurs de la culture et le partage des ressources entre les plantes et *in fine* le rendement de la culture.

Puisque la complexité végétale dans une parcelle peut être le support de services de régulation des BAG de la culture mais aussi la source de compétition pour les ressources, on peut se demander quel devrait être le niveau de régulation des BAG pour que soient compensées les pertes de rendement liées à la compétition ? En d'autres termes, quel niveau de service de régulation devrait fournir la communauté de plantes dans un agroécosystème diversifié pour que la somme des interactions entre les plantes et la culture (partage des ressources et régulation des BAG) ait un

impact neutre ou positif sur le rendement de la culture comparé à son rendement en culture monospécifique ? La réponse à cette question dépend du niveau de disponibilité des ressources dans la parcelle.

A priori, la régulation des BAG a un impact positif sur le rendement de la culture puisqu'elle permet de maintenir une plus grande part d'organes fonctionnels, tandis que le partage des ressources a un impact négatif sur le rendement en limitant la quantité de ressources disponibles pour la culture. Ainsi, la somme des interactions entre les plantes devrait avoir un impact positif sur le rendement si l'impact positif de la régulation des BAG est supérieur à l'impact négatif du partage des ressources. Maximiser le rendement dans un agroécosystème diversifié revient alors à se demander quels devraient être la composition (spécifique ou fonctionnelle) et l'arrangement spatial de la communauté de plantes au sein de la parcelle permettant d'optimiser les fonctions écologiques régissant les interactions entre les plantes et menant de manière synergique à la maximisation des régulations des BAG et à la minimisation de la compétition pour les ressources (complémentarité) voir à la maximisation de la facilitation. Dans ce contexte, il est également important de connaître la part des écarts de rendement liée à la réduction de la fonctionnalité des organes de la culture par les BAG et celle liée à la réduction de la disponibilité des ressources due au partage entre plantes, et de chercher à savoir si des régulations physiologiques opérant à l'échelle de la plante peuvent modifier l'impact de la somme de ces interactions entre plantes sur le rendement.

L'objectif de cette thèse est d'étudier conjointement (i) les effets de la complexité de la végétation dans les agroécosystèmes sur les BAG et son rôle dans les régulations écologiques de ces BAG et (ii) les effets de la complexité de la végétation sur les rendements de la culture, tout en décomposant les effets des BAG et du partage des ressources sur la biomasse produite par la culture. Ce manuscrit se compose de quatre parties principales. Dans un premier temps, j'ai utilisé une approche de modélisation théorique pour quantifier les niveaux minimum de régulation de deux BAG attaquant respectivement les feuilles ou les racines de la culture, requis pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition dans différents scénarios de disponibilité des ressources et d'association (association avec des profils contrastés de plantes en termes d'interception des ressources). En d'autres termes, je voulais savoir quels niveaux de services de régulation des BAG permettaient

d'obtenir un impact nul de l'introduction d'une plante associée sur le rendement de la culture, comparé à son rendement en peuplement monospécifique. Deuxièmement, j'ai réalisé une étude de terrain en utilisant le gradient de complexité végétale existant dans des parcelles d'agriculteurs et des phytomètres pour étudier le rôle de la complexité de la végétation dans les régulations écologiques de trois importants BAG du bananier. J'ai utilisé les données collectées pour vérifier l'existence de régulations écologiques des BAG, pour identifier les caractéristiques de la communauté de plantes impliquées dans les régulations et le rôle des réseaux trophiques dans ces régulations et enfin pour quantifier les mécanismes de régulation. Dans un troisième temps, j'ai utilisé une approche simple, quantitative et semi-mécaniste pour quantifier la part des écarts de rendement observés liée (i) à la réduction de la fonctionnalité des racines et du bulbe par les BAG de ces organes, (ii) à la réduction de la fonctionnalité du feuillage par le BAG foliaire, (iii) à la réduction de l'azote disponible pour la culture par partage avec le reste des plantes de la communauté et (iv) à la réduction du rayonnement disponible pour la culture par partage avec le reste des plantes de la communauté. J'ai ensuite pu relier ces parts d'écarts de rendement aux différentes caractéristiques de la complexité de la communauté végétale. Enfin, dans la discussion générale de la thèse, j'intègre tous ces éléments pour discuter de l'impact de la complexité de la végétation sur la régulation des BAG, le partage des ressources et *in fine* la production. J'avance certaines des recommandations pratiques quant à la gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle dans les agroécosystèmes bananiers pour maximiser l'impact positif de la somme des interactions entre les plantes sur le rendement.



## Chapitre 2 - Matériel et méthodes

Dans cette section, je présente d'abord le modèle d'étude choisi, puis le protocole de terrain et la démarche globale mise en œuvre pour répondre aux objectifs de la thèse.

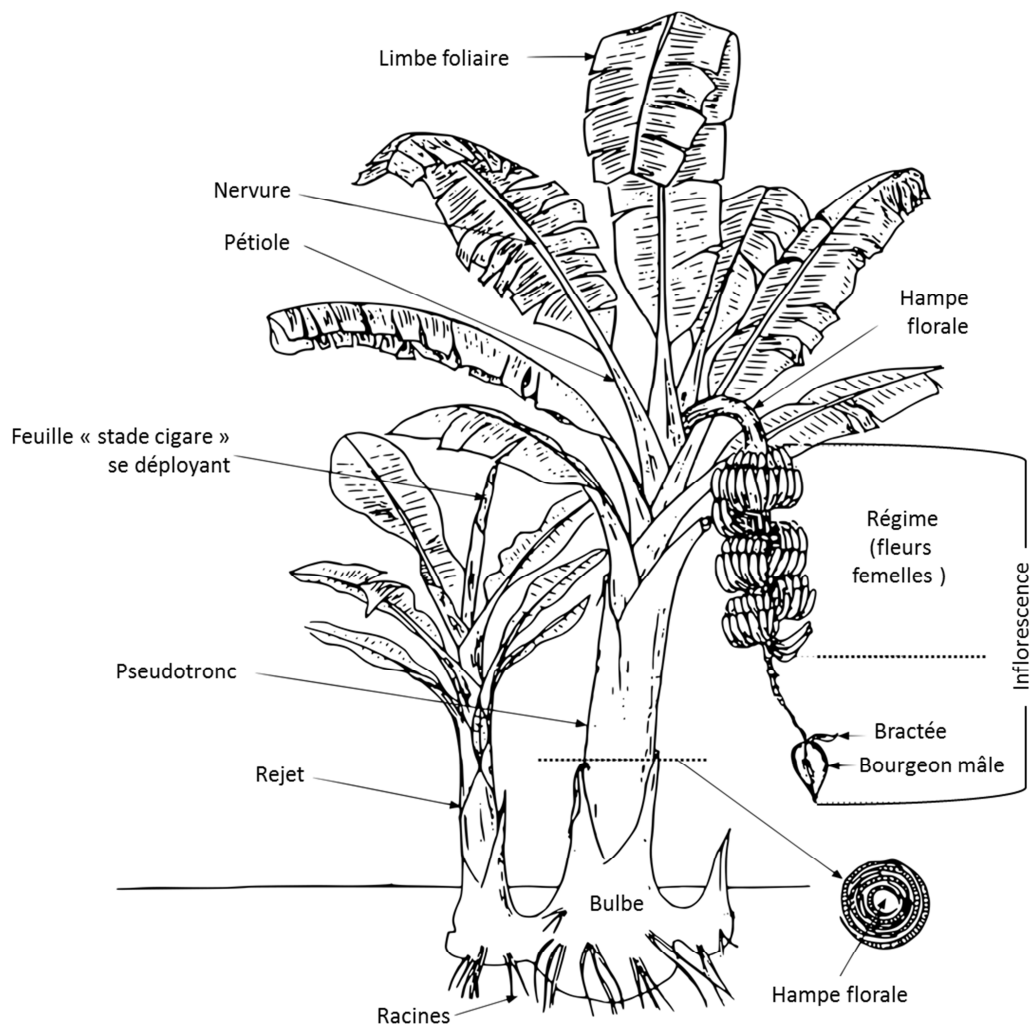
### I. Modèle d'étude : les agroécosystèmes bananiers

Nous avons choisi d'utiliser les agroécosystèmes à base de bananiers comme modèle pour étudier les effets de la complexité de la végétation sur les régulations des BAG pour plusieurs raisons : (i) les bananiers sont cultivés dans un gradient de complexité végétale (Lassoudière 2007; Suatunce et al. 2003) sur lequel j'ai pu m'appuyer pour comparer les états de complexité du système, (ii) c'est une culture semi-pérenne, voire pérenne, ce qui permet d'observer une certaine stabilité des conditions du milieu, (iii) ils sont attaqués par plusieurs BAG importants issus de différents taxons et du compartiment aérien et souterrain, ce qui m'a permis de comparer les réponses de différents groupes de BAG affectant différentes fonctions de la plante (photosynthèse et nutrition minérale et hydrique) à la complexité et d'étudier les synergies et compromis entre différents BAG, (iv) la biologie du bananier est bien connue et des modèles de croissance du bananier existent et sont calibrés, ce sur quoi j'ai pu m'appuyer et enfin (v) la filière banane est organisée de telle sorte qu'elle fournit des vitroplants de bananiers issus de micro-propagation *in vitro* génétiquement similaires et exempts de BAG, ce qui m'a permis de baser le protocole de terrain sur l'usage de phytomètres standards pour sonder différents environnements.

#### I.1. Biologie du bananier

Le bananier est une herbacée monocotylédone de la famille des *Musaceae*, genre *Musa*. Il est constitué d'une tige souterraine, ou bulbe, à partir duquel se forment les racines, les feuilles, l'inflorescence et le rejet qui donnera le futur bananier (**Figure 1**). Les gaines foliaires, en s'imbriquant les unes dans les autres, forment le pseudotrunc qui assure le maintien du bananier. Le système racinaire est de type fasciculé et l'émission des racines se fait tout au long de la phase végétative. L'inflorescence se forme à l'apex du bulbe, puis est poussée par la hampe florale à

l'intérieur du pseudotrunc jusqu'à l'extérieur. L'inflorescence est constituée de rangées de fleurs femelles puis de fleurs mâles. Ce sont les fleurs femelles qui donneront les fruits. Le développement du bananier peut être divisé en trois phases : la phase végétative, la phase de reproduction (de l'initiation florale à la floraison) et la phase de croissance des fruits (Lassoudière 2007). Dans les régions tropicales, la banane est récoltée tout au long de l'année. Sa culture est semi-pérenne à pérenne car le bananier émet des excroissances végétatives (rejets) qui assurent la succession des cycles de culture. Les variétés de bananiers utilisées pour la production alimentaire ne peuvent se reproduire que par multiplication végétative (bourgeons axillaires émis depuis le bulbe).



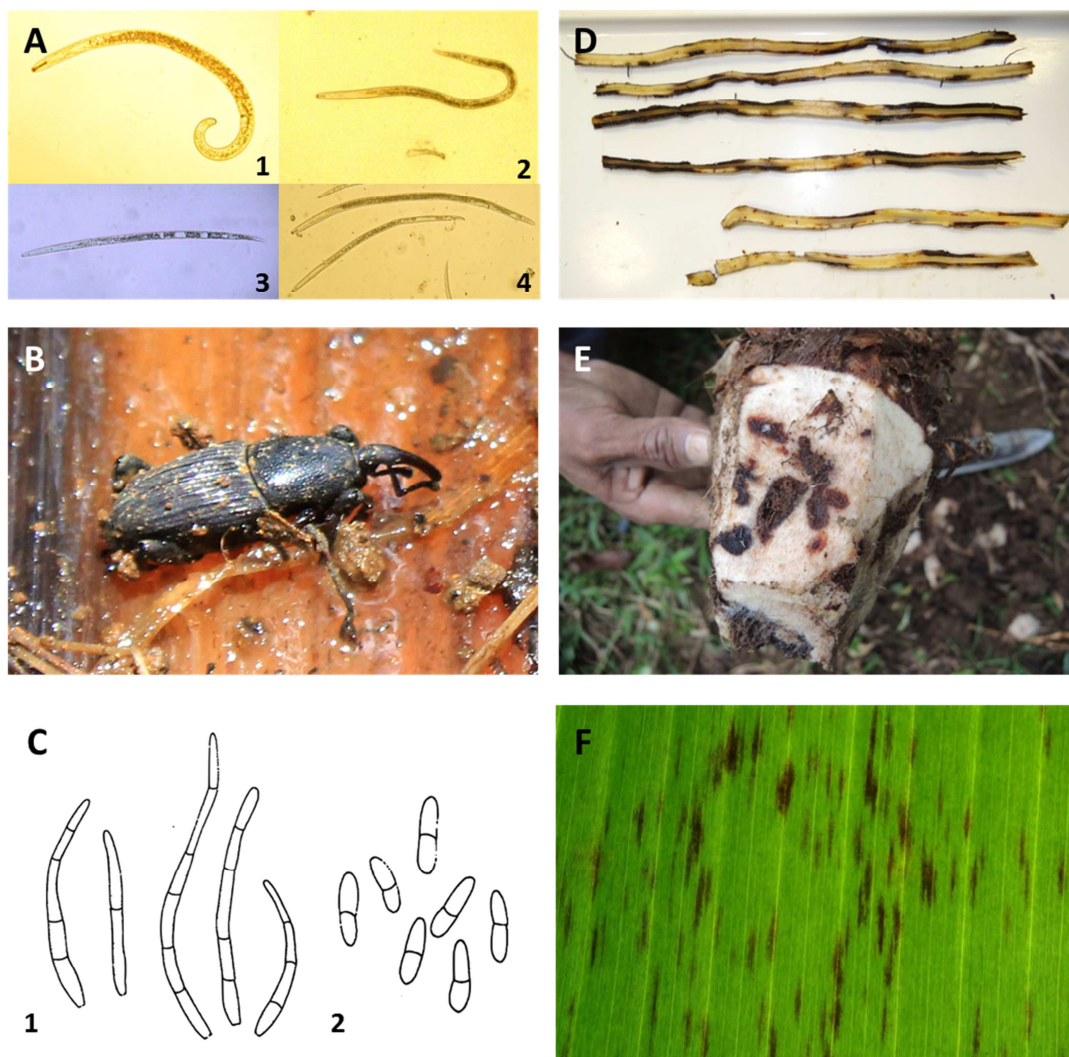
**Figure 1.** Bananier et rejet (d'après Champion 1963).



Les moyens de production varient avec la finalité de la production (vivrière, commerciale locale ou commerciale destinée à l'export). Cela résulte en une diversité de pratiques culturelles, qui associée à la diversité des savoirs et des conditions biophysiques locales, détermine différents types de systèmes de culture avec des niveaux variés de complexité de la végétation. Ces systèmes de cultures s'étendent de cultures monospécifiques semi-pérennes sur sol nu à de l'agroforesterie pérenne hautement diversifiée, en passant par des cultures monospécifiques avec plantes de couverture ou couvert végétal spontané, des associations avec des cultures plus ou moins organisées et intensifiées ou des systèmes agroforestiers moins diversifiés (Deheuvels 2011; Grossard et al. 2013; Lassoudière 2007).

## I.2. Importance alimentaire et économique

La banane, largement cultivée à travers le monde, est une des plus importantes cultures de base aux côtés du riz, du blé et du maïs, avec, à titre d'exemple, plus de 100 millions de tonnes produites en 2011 (Potts et al. 2014). La banane est le premier fruit exporté à travers le monde, avec plus de 17 millions de tonnes exportées en 2013 (Food and Agriculture Organization 2015). Cependant, le pourcentage de la production mondiale destinée à l'export est faible (17%) et la plupart des bananes produites sont destinées à l'auto-consommation ou aux marchés locaux. Au-delà de son importance commerciale, la banane joue un rôle crucial dans la sécurité alimentaire de certaines populations. A titre d'exemple, en Ouganda, au Rwanda, au Gabon et au Cameroun, elle représente entre 12 et 27% des apports caloriques quotidiens (Arias et al. 2003).



**Figure 2.** Principaux bioagresseurs du bananier et leurs dégâts. (A) Nématodes phytoparasites du bananier : *Helicotylenchus multicinctus* (1), *Radopholus similis* (2), *Meloidogyne* sp. (3) et *Pratylenchus coffeae* (4). (D) Nécroses racinaires chez le bananier causées par les nématodes phytoparasites. (B) Charançon du bananier adulte, *Cosmopolites sordidus*. (E) Galeries de larves de charançon dans un bulbe de bananier. (C1) Conidies et (C2) ascospores de *Mycosphaerella fijiensis*, champignon agent de la cercosporiose noire. (F) Lésions en forme de tirets noirs sur feuille une feuille de bananier suite à une infection par *M. fijiensis*. (Crédits photo : Charlotte Poeydebat, CIRAD ; Christian Chabrier, CIRAD ; dessins des spores extraits de Jones 2000)

### I.3. Bioagresseurs du bananier

Il existe de nombreux BAG du bananier : les maladies fongiques, bactériennes ou virales, les nématodes, les charançons (coléoptères), les thrips (thysanoptères) et les ravageurs des régimes nombreux et variés (cochenilles, acariens, chenilles, hannetons, escargots, oiseaux et rats) (Lassoudière 2007). Les trois plus importants BAG en termes de dégâts économiques sont : (i) les nématodes endoparasites des

racines (Gowen et al. 2005), parmi lesquels *Radopholus similis*, *Pratylenchus coffeae*, *Helicotylenchus multicinctus* et les nématodes du genre *Meloidogyne* (**Figure 2A et D**), (ii) le charançon du bananier, *Cosmopolites sordidus* (Gold et al. 2001) (**Figure 2B et E**), et (iii) *Mycosphaerella fijiensis*, le champignon agent de la cercosporiose noire (Jones 2000; Pennisi 2010) (**Figure 2C et F**). En plus de causer d'importants dégâts, la lutte chimique contre ces trois BAG montre ses limites (voir chapitres ci-dessous), justifiant la recherche de méthodes de lutte alternatives plus durables. Il est intéressant de noter que ces trois BAG présentent des caractéristiques différentes en termes de taxon, de compartiment dans lequel ils évoluent, de stratégie d'alimentation et enfin d'organe de la culture qu'ils attaquent (**Table 1**).

**Table 1.** Caractéristiques générales des trois BAG étudiés.

BAG	<i>Mycosphaerella fijiensis</i>	<i>Cosmopolites sordidus</i>	<i>Radopholus similis</i> , <i>Pratylenchus coffeae</i> , <i>Helicotylenchus multicinctus</i> , <i>Meloidogyne</i> spp.
Taxon	Champignon	Insecte	Nématode
Compartiment	Aérien (air)	Aérien (au sol)	Souterrain
Stratégie alimentaire	Spécialiste	Spécialiste	Généraliste
Organe attaqué	Feuilles	Bulbe	Racines

### I.3.1. Les nématodes parasites des racines

#### I.3.1.1 Biologie

Les nématodes phytoparasites figurent parmi les plus importants BAG des bananiers et des plantains (Gowen et al. 2005; Jones 2000). Les nématodes phytoparasites attaquent les racines de leurs hôtes. Ils se nourrissent du cytoplasme des cellules racinaires, perturbent la physiologie de la plante et l'absorption d'eau et de nutriments, et induisent des nécroses racinaires. Les pertes de rendement peuvent être liées à un affaiblissement physiologique ou à la chute du bananier alors plus sensible au déracinement par le vent (Quénéhervé 2008). Les racines des bananiers peuvent être attaquées par plusieurs espèces de nématodes phytoparasites ayant

des modes de parasitisme variés (Gowen et al. 2005; Quénéhervé 2008). Les principales espèces parasites du bananier sont les endoparasites migrants *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae*, le semi-endoparasite migrant *Helicotylenchus multicinctus*, et les endoparasites sédentaires du genre *Meloidogyne*. *Radopholus similis* and *P. coffeae* sont des endoparasites stricts qui effectuent leur cycle complet dans le cylindre central des racines (Gowen et al. 2005). *H. multicinctus* est un semi-endoparasite migrant qui est confiné dans les cellules corticales des racines (Orion et al. 1999). Les *Meloidogyne* sont des endoparasites sédentaires dont les femelles forment des galles à la surface des racines et libèrent les juvéniles dans le sol. Ces différences biologiques révèlent de possibles disparités quant à la réponse des différentes espèces aux conditions biotiques et abiotiques du sol.

#### I.3.1.2 Impacts sur la production et moyens de contrôle

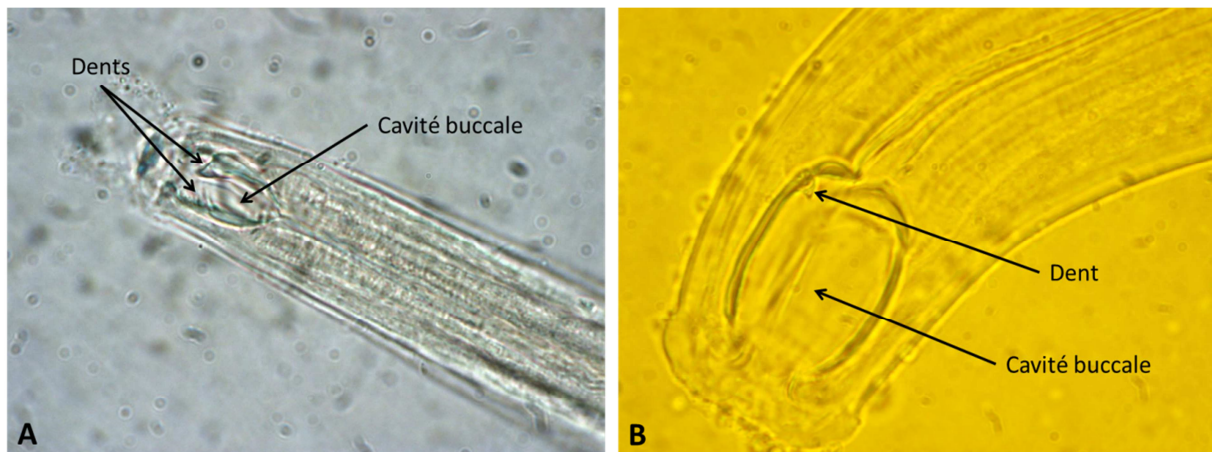
Les nématicides ont été largement utilisés dans la production de bananes destinées à l'export, ayant permis d'améliorer les rendements de 5 à 267% (Quénéhervé 2008). Cependant, ils représentent une menace pour la santé humaine et l'environnement (Matthews 2006), et leur efficacité peut diminuer à force d'applications (Moens et al. 2004). En Guadeloupe et Martinique, par exemple, ces pratiques ont mené à la pollution des eaux, des sols et des récifs (Bocquené and Franco 2005; Cabidoche et al. 2009) avec des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes et la santé humaine. Ce constat a poussé planteurs et scientifiques à chercher des alternatives plus durables. Ainsi, des pratiques culturales permettant de réguler les populations ont été élaborées et adoptées par certains planteurs, i.e. jachère ou rotation avec des plantes non hôtes et replantation de matériel sain (Quénéhervé 1993). Malheureusement, ces pratiques ne mènent pas à des bénéfices économiques et environnementaux pour tous les types d'exploitations (Blazy et al. 2009). Par ailleurs, des pratiques agricoles visant à tirer le meilleur profit des régulations écologiques locales ont été empiriquement élaborées en agriculture de subsistance où les agriculteurs n'avaient pas les moyens de se procurer des nématicides (Bridge 1996).

### I.3.1.3 Régulations écologiques

En agriculture de subsistance, il est fréquent que soient mises en œuvre des méthodes de gestion des BAG, et notamment des nématodes, basées sur la gestion de la diversité végétale ou des propriétés du sol (Bridge 1996).

Les nématodes ont la particularité d'appartenir au compartiment souterrain des écosystèmes. Ce milieu est particulièrement homogène et présente une certaine inertie de réponse aux perturbations de la communauté de plantes (Eisenhauer et al. 2010; Korthals et al. 2001; Wardle and Jonsson 2014). Cela, ainsi que la nature endoparasitaire des nématodes phytoparasites, peut rendre plus difficile la mobilisation de fonctions écologiques pour le contrôle des nématodes phytoparasites. Ceci étant, les nématodes du sol, incluant les nématodes phytoparasites, sont sensibles aux propriétés abiotiques du sol, telles que le pH, la texture, la porosité, la masse volumique, l'humidité, le ratio carbone:azote (C:N) de la matière organique et la composition chimique de la solution du sol (Cadet and Thioulouse 1998; De Cardoso et al. 2015; Neher 2010; Oka 2010; Rodríguez-Kabana et al. 1987; Tabarant 2011).

Certaines études ont montré que les liens trophiques étaient possiblement impliqués dans la régulation des nématodes phytoparasites (Holtkamp et al. 2008; Khan and Kim 2007). Des études récentes basées sur l'analyse de contenus stomacaux, a confirmé que, quand ils sont en contact avec la rhizosphère, les nématodes prédateurs se nourrissent de nématodes phytoparasites (Cabos et al. 2013; Wang et al. 2015) (**Figure 3**). Cependant, l'efficacité des nématodes prédateurs comme agent de contrôle biologique peut dépendre de leur abondance relative, de la durée de leur cycle de vie, de leur sensibilité aux perturbations du sol et de leur spécialisation (Neher 2010). Enfin, certains champignons capable de piéger des nématodes phytoparasites pourraient jouer un rôle dans la régulation de l'abondance de ces derniers (Dong and Zhang 2006; Mendoza and Sikora 2009; Siddiqui and Mahmood 1996).



**Figure 3.** Têtes et pièces buccales de nématodes prédateurs. (A) *Mononchus*. (B) *Michoncus*. (Crédit photo : Christian Chabrier, CIRAD)

Bien que les nématodes phytoparasites du bananier soient relativement polyphages (Quénéhervé et al. 2006), leur abondance est déterminée par la composition en hôtes de la communauté de plantes (Duyck et al. 2009; Quénéhervé et al. 2011) ainsi que par l'hétérogénéité des hôtes en termes de sensibilité. Au sein d'un mélange de cultivars, l'abondance de nématodes est déterminée par le cultivar le plus sensible (Quénéhervé et al. 2011; Quénéhervé et al. 2009).

### I.3.2. Le charançon du bananier

#### I.3.2.1 Biologie

Le charançon du bananier, *Cosmopolites sordidus*, est un Coléoptère de la famille des *Curculionidae*, étroitement oligophage, attaquant les géotypes sauvages et cultivés des plantes des genres *Musa* et *Ensete* (Gold et al. 2001) (**Figure 4**). Les adultes sont nocturnes, ont un mode vie cryptique et se déplacent en marchant, généralement sur de courtes distances (Carval et al. 2015; Gold et al. 2001; Vinatier et al. 2010). Ce BAG a une stratégie de type K : il peut vivre plus de deux ans et possède une faible fécondité (Gold et al. 2001). Chez *C. sordidus*, la femelle ovipositrice est responsable du choix de l'hôte et pond généralement ses œufs au niveau du collet du bulbe de la plante. Après éclosion, les larves se nourrissent des tissus du bulbe en creusant des galeries (Gold et al. 2001; Koppenhöfer 1993a). Les galeries creusées par les larves du charançon induisent une fragilisation générale du



bananier dont les principales conséquences sont : (i) la perturbation de l'initiation racinaire, (ii) la réduction du nombre de racines, (iii) la perturbation de l'accès aux nutriments et leur transport et (iv) l'augmentation du risque de chute..



**Figure 4.** (A) Charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* adulte. (B) Nympe de *C. sordidus* dans des débris de bulbe.

#### I.3.2.2 Impacts sur la production et moyens de contrôle

*Cosmopolites sordidus* est l'insecte herbivore le plus important en termes de dégâts pour les bananiers et plantains et affecte significativement la production (Bujulu et al. 1983; Gold et al. 2001; Vilardebo 1973). En abondance importante, ce BAG augmente le risque de versage des plants, diminue la taille des régimes et peut provoquer des pertes de rendement pouvant atteindre 100 % (Gold et al. 2001).

Les pesticides restent une méthode de contrôle importante du charançon du bananier. Dans les Antilles françaises, l'usage extensif de chlordécone pour le contrôle de *C. sordidus* a provoqué un désastre sanitaire et environnemental (Bocquené and Franco 2005; Cabidoche et al. 2009; Multigner et al. 2010). De plus, le charançon du bananier a développé une résistance à différents pesticides couramment utilisés (Collins et al. 1991; Gold et al. 1999). Une méthode alternative de contrôle, basée sur le piégeage de masse à l'aide d'une phéromone d'agrégation, la sordidine (Budenberg et al. 1993b) combiné à une mise en jachère, a été développée pour contrôler les populations de ce BAG (Alpizar et al. 2012; Budenberg et al. 1993a; Duyck et al. 2012a; Gold et al. 2001; Rhino et al. 2010;

Tinzaara et al. 2005). Cependant, ces pratiques ont un coût important en travail et/ou matériel pouvant limiter l'adoption par les agriculteurs (Gold et al. 2001). L'application de pesticides n'est pas systématiquement faisable, en particulier pour les petits producteurs. D'autres méthodes de contrôle biologiques, basées sur l'utilisation de micro-organismes ou de nématodes parasites des charançons ou sur l'utilisation d'arthropodes prédateurs des charançons ont montré une efficacité limitée ou ne sont pas toujours opérationnelles (Gold et al. 2001).

### I.3.2.3 Régulations écologiques

Le cycle de vie du charançon comprend trois stades majeurs : œuf, larve et adulte. Le contrôle biologique du charançon du bananier sur les stades adulte et larvaire peut être limité par le comportement cryptique de l'adulte et le développement des larves à l'intérieur du bulbe, respectivement (Abera et al. 1999; Koppenhöfer 1993b). Le stade d'œuf, immobile, mou et exposé à l'extérieur, est le stade le plus vulnérable (Koppenhöfer 1993a) et donc le stade où le contrôle biologique a plus de chance d'être efficace.

Des études précédentes ont montré qu'il existait un potentiel pour le contrôle biologique de l'abondance et des dégâts de *C. sordidus* par des ennemis naturels (Abera-Kalibata et al. 2008; Abera-Kalibata et al. 2006; Carval et al. 2016; Dassou et al. 2015; Koppenhöfer et al. 1992; Mollot et al. 2012). Parmi ces études, certaines ont montré le rôle de la diversité végétale par le biais d'effets sur les communautés d'arthropodes (Carval et al. 2016; Dassou et al. 2015; Mollot et al. 2012).

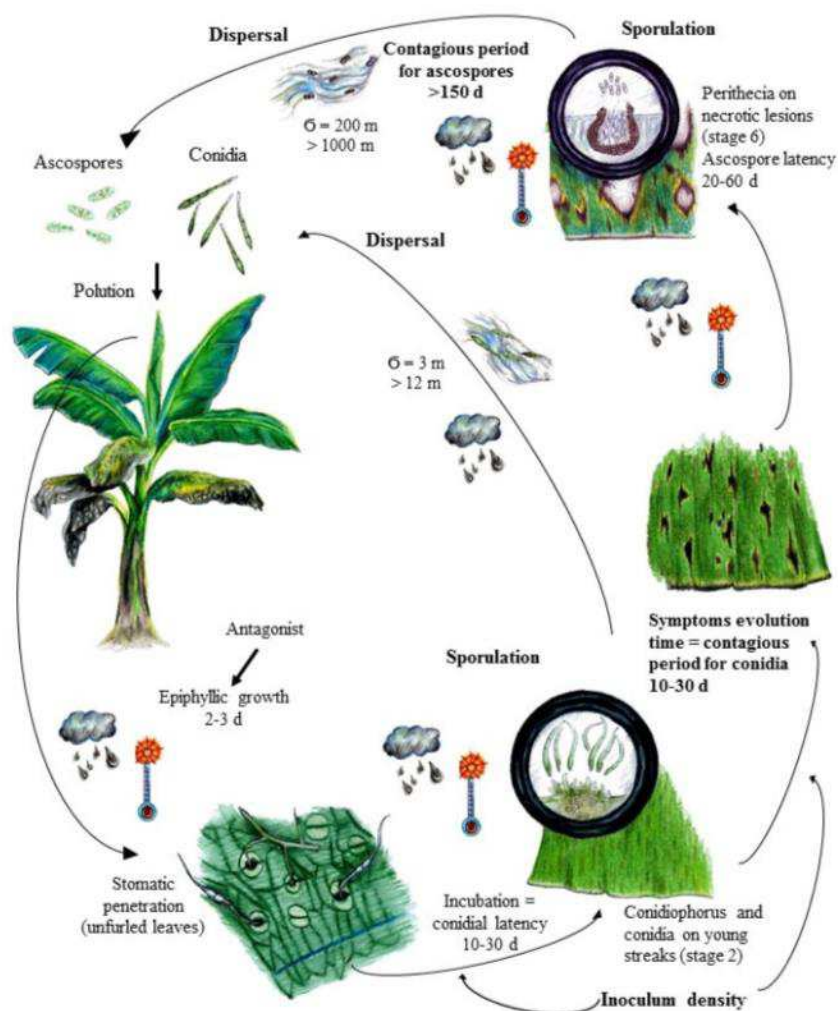
### I.3.3. La cercosporiose noire

#### I.3.3.1 Biologie

La cercosporiose noire, causée par le champignon ascomycète *Mycosphaerella fijiensis*, est une maladie foliaire des bananiers et plantains. Le cycle du champignon commence par l'infection de la feuille par des conidies ou des ascospores, puis après



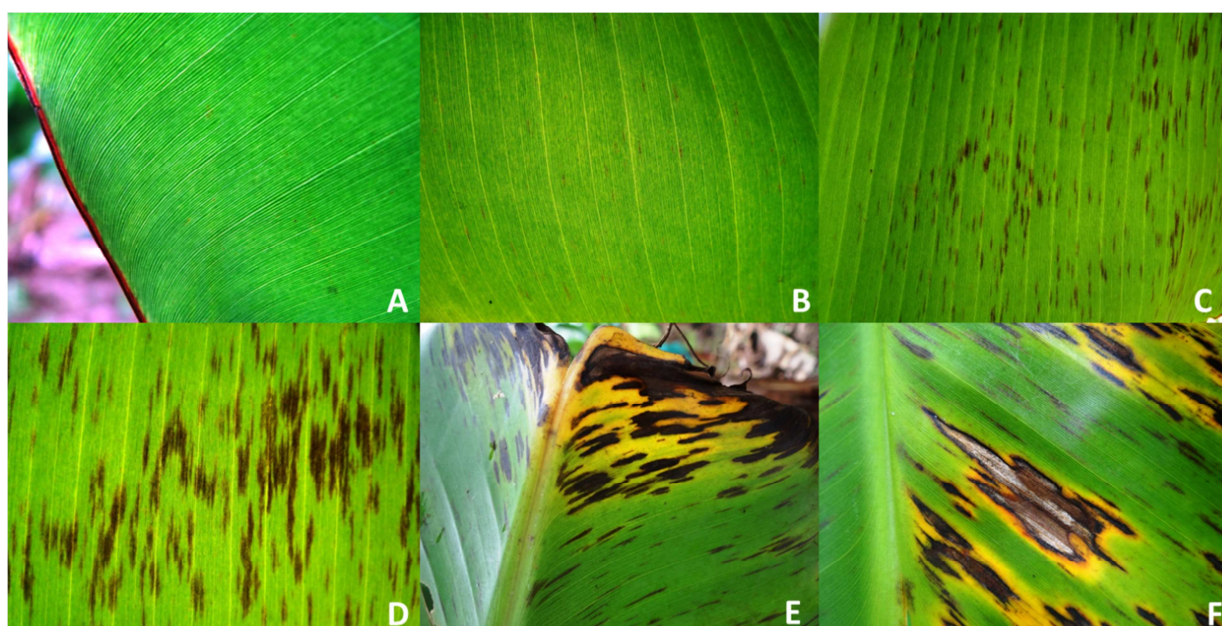
une croissance épiphyllique de quelques jours, les tubes de germination pénètrent dans les stomates de la feuille (Fouré and Moreau 1992) (**Figure 5**).



**Figure 5.** Cycle épidémique de la cercosporiose noire des *Musa*, causée par *Mycosphaerella fijiensis* (Guzman et al. 2017 in prep.).

Dans des conditions optimales, les premiers symptômes (points puis tirets noirs sur les feuilles) apparaissent après 10 à 14 jours, et le temps entre la contamination et l'apparition des premiers symptômes correspond à la période d'incubation de la maladie (Gauhl et al. 2000). Les symptômes évoluent graduellement vers des taches nécrotiques et de larges plaques nécrotiques résultent de la coalescence de multiples infections (**Figure 6**). Les conidies sont produites au cours des premiers stades (stades 1 à 4) après pénétration stomatale et sont dispersées par l'eau et le

vent sur de très courtes distances (10 m) (Rieux et al. 2014). Les conidies étant formées dès les premiers stades de l'infection, la période de latence coïncide avec la période d'incubation chez ce parasite (Guzman et al. 2017 in prep.). Les ascospores sont produites dans lors des stades nécrotiques (5 à 6) et sont dispersées par le vent sur de plus longues distances après l'explosion des périthèces lors d'une pluie (Gauhl 1994). Les ascospores peuvent être dispersées à plus d'un kilomètre de distance et jouent un rôle majeur dans la dispersion de la maladie à moyenne et longue distance (Rieux et al. 2014).



**Figure 6.** Stades d'évolution des symptômes de la cercosporiose noire, causée par *Mycosphaerella fijiensis*, sur les feuilles de bananier. (A) Stade 1 ; (B) Stades 2 et 3 ; (C) Stades 3 et 4 ; (D) Stade 4 ; (E) Stade 5 ; (F) Stade 6. (Crédit photo : Claire Guillermet, CIRAD).

#### I.3.3.2 Impacts sur la production et moyens de contrôle

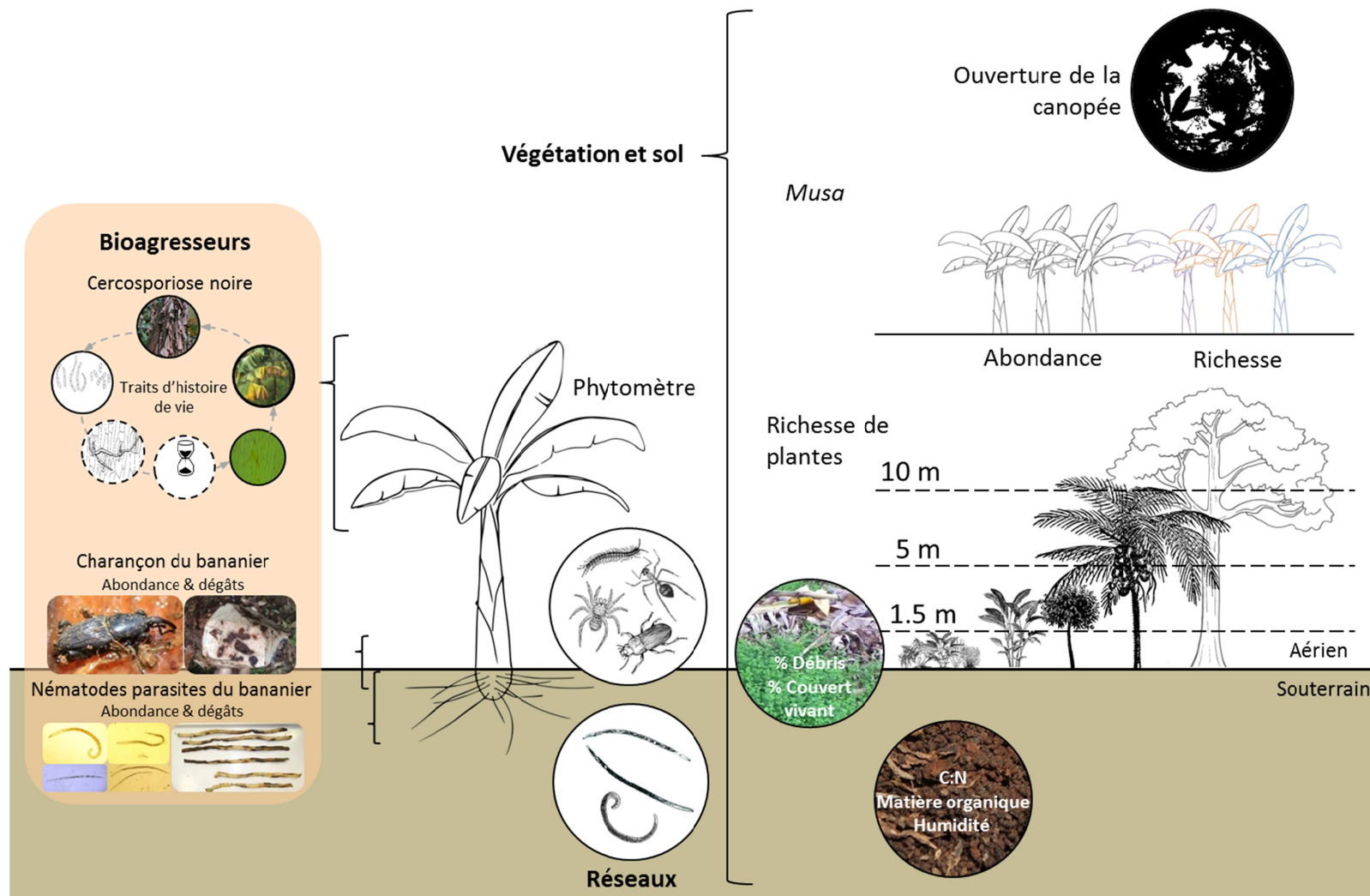
La cercosporiose noire est largement répandue et est considérée comme une des plus importantes menaces pour la production de bananes et de plantains, et pour la sécurité alimentaire (Jones 2000; Pennisi 2010). Cette maladie réduit la capacité photosynthétique des bananiers et les rendements (Mobambo et al. 1993) mais également affecte la qualité des fruits en accélérant leur mûrissement, ce qui est rédhibitoire pour l'export (de Lapeyre de Bellaire et al. 2010). Le contrôle de la cercosporiose noire est principalement basé sur l'application répétée de fongicides

(Marin et al. 2003), une méthode coûteuse (inabordable pour les petits producteurs) et non-durable donnant lieu à l'apparition de résistance (de Lapeyre de Bellaire et al. 2009).

#### I.3.3.3 Régulations écologiques

Les différentes phases du cycle de *M. fijiensis* (germination, croissance du mycélium, incubation, évolution des symptômes et sporulation) dépendent fortement des conditions climatiques et notamment de la température, de l'humidité et de la durée d'humectation des feuilles (Fouré 1982; Fouré and Moreau 1992; Gauhl 1994; Jacome and Schuh 1992; Jacome and Schuh 1993; Jacome et al. 1991).

Certaines pratiques culturale, telles que l'effeuillage prophylactique des parties nécrosées, sont largement répandues pour limiter les sources d'inoculum (Guzman et al. 2017 in prep.). Les parcelles des petits producteurs de bananes sont souvent diversifiées mais très peu d'attention a été portée aux potentielles régulations écologiques de la cercosporiose noire liées à la diversité végétale. Une étude a montré qu'associer les bananiers au manioc n'a qu'un faible effet sur la sévérité de la maladie (Emebiri and Obiefuna 1992) tandis que d'autres études ont montré que l'ombrage pouvait réduire la sévérité de la maladie (Calpouzos 1955; Norgrove and Hauser 2013). La structure et la composition de la canopée peuvent affecter les conditions microclimatiques de la phyllosphère (Sahile et al. 2008) ainsi que le microbiote épiphyllé (Newton et al. 2009). Pendant sa phase de croissance épiphyllé, *M. fijiensis* peut entrer en interactions avec d'autres micro-organismes épiphyllés pouvant altérer son efficacité d'infection (Ceballos et al. 2012; Meredith 1970). La structure de la canopée peut influencer la dispersion des spores en les interceptant ou en modifiant les courants d'air et le devenir de l'eau de pluie (Boudreau 2013; Schoeny et al. 2008; Tivoli et al. 2013). Ainsi, l'introduction de plantes non-hôtes affecte directement la dynamique de la maladie en limitant la propagation des spores par effet de dilution et effet de barrière, et réduit les sources d'inoculum locales (Mundt 2002).



**Figure 7.** Résumé des variables mesurées dans les placettes ou sur les phytomètres pour caractériser l'abondance, les dégâts ou les étapes du cycle de vie des bioagresseurs, les réseaux trophiques d'arthropodes du sol et de nématodes du sol, les propriétés du sol et la complexité de la végétation.

## II. Matériel et Méthodes

Le but du dispositif expérimental est (i) de quantifier les régulations écologiques de l'abondance et des dégâts des trois principaux BAG du bananier dans un gradient de complexité végétale des agroécosystèmes, et (ii) d'identifier des facteurs du milieu responsable des régulations. Pour cela, nous avons (i) sélectionné des placettes dans des parcelles de planteurs couvrant un gradient de complexité végétale allant de la monoculture à l'agroforesterie, (ii) placé un phytomètre au centre de chaque placette comme sonde pour mesurer l'abondance et les dégâts (nématodes et charançon) ou les traits d'histoire de vie (cercosporiose noire) des BAG, (iii) caractérisé la complexité de la communauté de plante (richesse et abondance des *Musa* d'une part et non-*Musa* d'autre part, et structure) dans ces placettes, (iv) analysé la teneur en matière organique, le ratio C:N et l'humidité du sol dans chaque placette, (v) caractérisé les réseaux trophiques (abondance des différents niveaux trophiques) associés au contrôle biologique du charançon et des nématodes du bananier dans les placettes, (vi) quantifié l'intensité de la lutte chimique et de l'effeuillage prophylactique anti-cercosporiose noire à l'échelle de la parcelle, et enfin (vii) quantifié les sources d'inoculum de *Mycosphaerella fijiensis* dans les placettes (**Figure 7**). Les phytomètres ou plantes sondes sont généralement utilisées comme mesure intégrée de l'évaluation de phénomènes multivariés liés à la qualité d'un environnement, comme par exemple la restauration de services écosystémiques ou la performance d'une culture en fonction de facteurs abiotiques ou biotiques (Dietrich et al. 2013), comme dans le cas de cette thèse. L'usage de plantes sondes génétiquement similaires, et issues de la micro-propagation *in vitro* dans notre cas, permet de s'affranchir de l'effet du génotype sur les régulations, de standardiser les mesures de croissance (phénologie identique) et de partir d'une situation sanitaire connue.

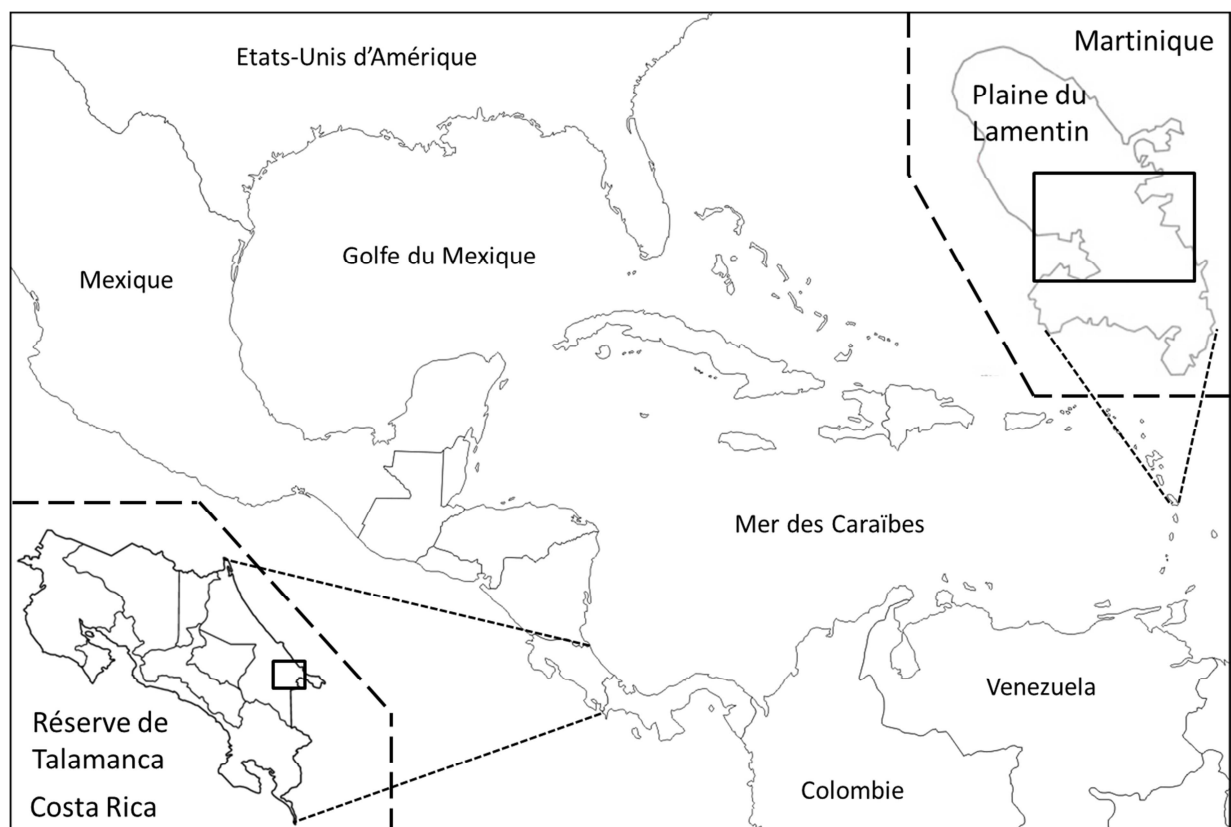
### II.1. Régions d'étude

L'expérimentation s'est déroulée entre Juillet 2014 et Janvier 2016. Deux régions tropicales humides ont été choisies pour la mise en œuvre du dispositif expérimental : la plaine du Lamentin dans le centre de la Martinique (14°28' – 14°40' N, 60°54' – 61°05' W) et la réserve de Talamanca dans le sud-est du Costa Rica (9°00' - 9°50' N, 82°35' – 83°05' W) (**Figure 8**).



La température moyenne annuelle mesurée pendant l'expérimentation est de  $26.7 \pm 0.4$  °C en Martinique et  $25.1 \pm 0.6$  °C au Costa Rica. L'humidité relative annuelle moyenne de l'air également mesurée pendant l'expérimentation est de  $83.0 \pm 2.1$  % en Martinique et de  $91.1 \pm 4.2$  % au Costa Rica. Les précipitations annuelles moyennes vont de 1500 à 2500 mm du Nord au Sud de la Plaine du Lamentin (Duyck et al. 2012b) et sont d'environ 3500 mm dans la réserve de Talamanca (Deheuvels et al. 2012).

En Martinique, la plaine du Lamentin est principalement caractérisée par des Ferrisols, des sols bruns à montmorillonite et des sols alluviaux s'étant développés sur un substrat volcanico-sédimentaire (Colmet-Daage and Lagache 1965). Les Ferrisols sont dérivés de l'altération de formations volcaniques passées, ils sont profonds et compacts (30% d'argile minimum) et contiennent 2 à 4 % de matière organique dans l'horizon supérieur (Venkatapen 2012).



**Figure 8.** Localisation géographique des deux régions d'études, la réserve de Talamanca au Costa Rica et la plaine du Lamentin en Martinique.

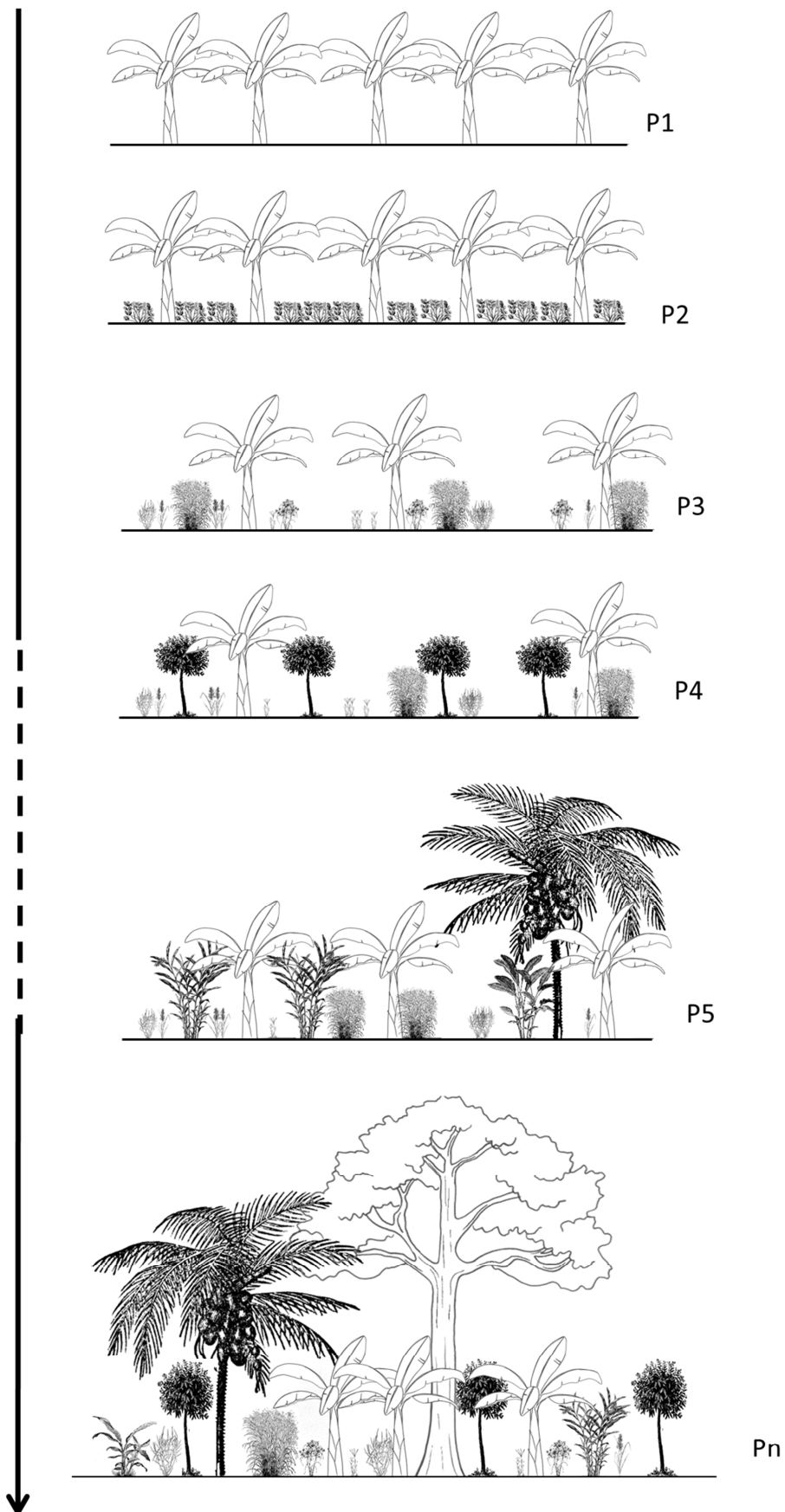
Les sols montmorillonitiques ont une haute teneur en argile (50 à 60%) et contiennent 2 à 4 % de matière organique dans l'horizon supérieur. La réserve de Talamanca est une plaine alluviale cernée par la cordillère de Talamanca. Les sols de la réserve Cabécar voisine ont été classés comme Udifluvents et Fluventic Eutrudepts selon la classification de l'USDA (USDA 2006; Winowiecki 2008). Ces types de sol appartiennent aux ordres des Entisols et des Inceptisols respectivement, et correspondent à des sols jeunes au profil modérément développé ; ils dérivent de matériaux alluviaux et de cendres volcaniques. Les Ferrisols et les sols alluviaux (classification FAO) retrouvés en Martinique correspondent respectivement aux Inceptisols et aux Udifluvents (système USDA) retrouvés au Costa Rica (IUSS Working Group WRB 2015).

## II.2. Choix des placettes et installation des phytomètres

La plaine du Lamentin et la réserve de Talamanca couvrent des gammes complémentaires d'agroécosystèmes en termes de complexité végétale. L'objectif était de se servir de cette diversité de situations et de sélectionner un ensemble de parcelles représentant un gradient de complexité végétale le plus large possible (**Figure 9**).

Dans la plaine du Lamentin, les bananiers et les plantains sont principalement cultivés densément et à l'aide de fertilisants et de pesticides, notamment des herbicides et des fongicides. Il en résulte que la végétation est généralement très simplifiée (**Figure 10A et D**).

Gradient de complexité de la communauté de plantes



**Figure 9.** Représentation schématique du gradient de complexité de la communauté de plantes dans les agroécosystèmes bananiers échantillonnés dans le cadre de cette thèse.





**Figure 10.** Illustration des niveaux de complexité végétale rencontrés dans les agroécosystèmes en Martinique.

Certains planteurs ont installé des plantes de couverture dans leurs parcelles pour améliorer les propriétés du sol, contrôler les adventices et ainsi limiter l'usage d'herbicides (**Figure 10B et C**). Dans de telles parcelles, la végétation est un degré plus complexe que dans une culture monospécifique sur sol nu mais généralement le



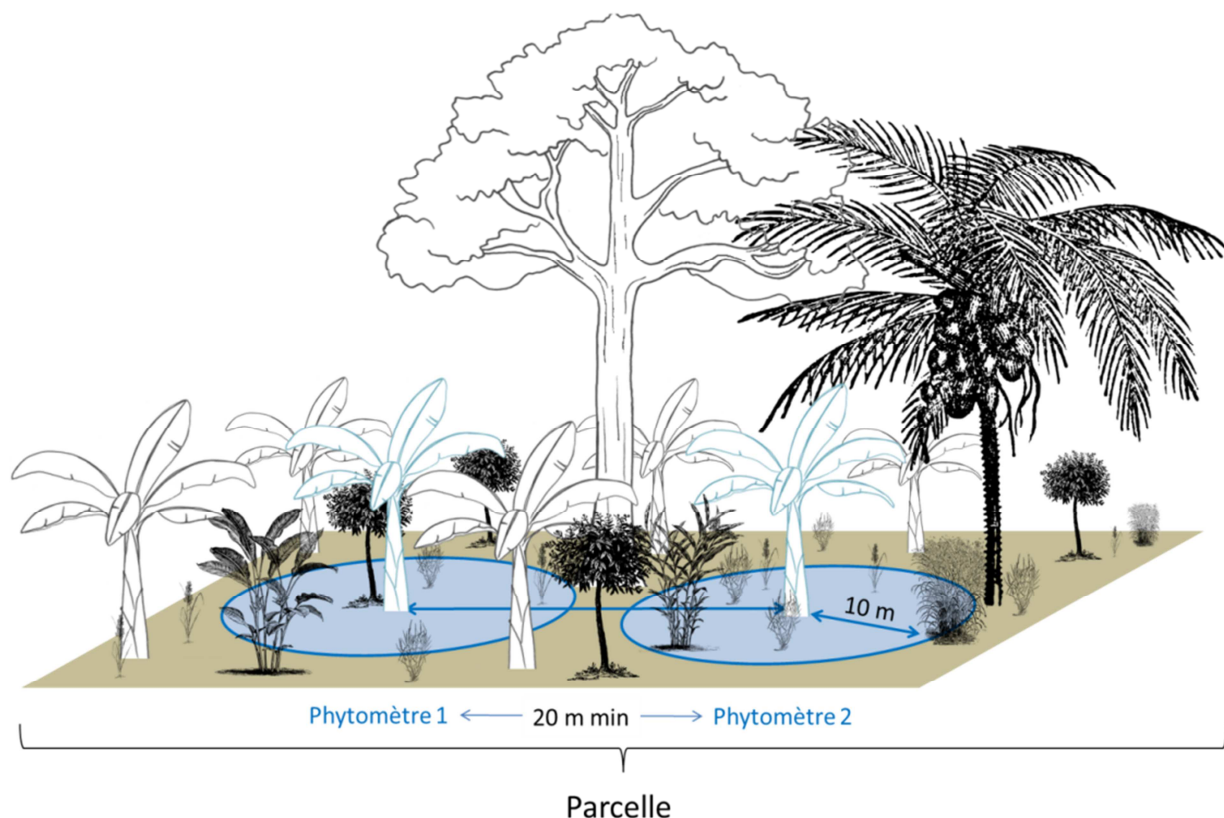
sol est couvert d'un peuplement monospécifique d'une espèce (choisie pour sa compétitivité vis-à-vis des autres adventices). Enfin certains planteurs introduisent un petit nombre de cultures vivrières (e.g., canne à sucre, ananas ou papaye) ou d'arbres (e.g., agrumes, prunier de cythère, cocotier, cannelier, bois d'inde) dans ou en bordure des parcelles, pour leur consommation personnelle ou un marché très local (**Figure 10E**). Certains, plus rares, ne font que très peu voire pas du tout de traitements herbicides et laissent un couvert spontané s'installer. Dans ces deux derniers cas, les parcelles présentent une complexité végétale plus importante, bien qu'encore dominée par la culture mono-spécifique de bananes ou plantains (rarement un mélange de cultivars), mais surtout une grande hétérogénéité.



**Figure 11.** Illustrations des niveaux de complexité végétale rencontrés dans les agroécosystèmes au Costa Rica.

Dans la réserve de Talamanca, l'agriculture est principalement pratiquée sous forme d'agroforesterie. Les parcelles à base de bananes ou de plantains sont issues du déboisement partiel de parcelles forestières et sont généralement en culture depuis plusieurs dizaines d'années (**Figure 11A, C, D, E et F**). Dans ces parcelles, la complexité végétale est variable (Somarriba and Harvey 2003) et peut inclure des arbres forestiers, des arbres cultivés (cacaoyers très souvent), des plantes médicinales, des adventices et des cultures vivrières (ananas, canne à sucre). Dans une parcelle, on retrouve généralement plusieurs cultivars de bananes et plantains, le plus largement cultivé étant le Gros Michel. Deux parcelles plus intensives en termes de densité de bananiers, d'usage de fongicides et/ou d'effeuillage, plus simples en termes de complexité de la végétation ont été incluses dans la sélection de parcelles pour compléter le gradient (**Figure 11B**).

Dans chacune des deux régions d'études, des enquêtes préalables ont été menées pour identifier des parcelles correspondant aux critères suivants : (i) pas d'usage d'insecticides, de fongicides et de nématicides pour ne pas entraver l'observation des régulations écologiques, (ii) parcelle installée depuis 2 ans au moins, pour laisser le temps aux communautés d'atteindre un état relativement évolué et stable et aux BAG d'avoir déjà colonisé la parcelle, et (iii) parcelles situées dans un rayon restreint pour limiter les variations pédoclimatiques à l'échelle de la région. Le faible niveau de complexité végétale des parcelles, l'intensité d'usage des fongicides et la rotation rapide des parcelles en Martinique, ont compliqué la sélection des parcelles pour l'expérimentation. Des compromis ont dû être fait tels qu'élargir la zone d'étude vers le nord et le sud de l'île en Martinique et sélectionner des parcelles avec traitements fongicides dans les deux régions d'étude pour pouvoir inclure des situations très simplifiées en termes de végétation. Pour des raisons pratiques, nous avons parlé de parcelles avec les agriculteurs mais toutes les données ont été mesurées à l'échelle de la placette, chaque placette étant considérée comme indépendante. L'hétérogénéité spatiale de la complexité de la végétation, surtout dans les parcelles les plus diversifiées, était grande et nous a permis d'étoffer le gradient de situations échantillonnées.

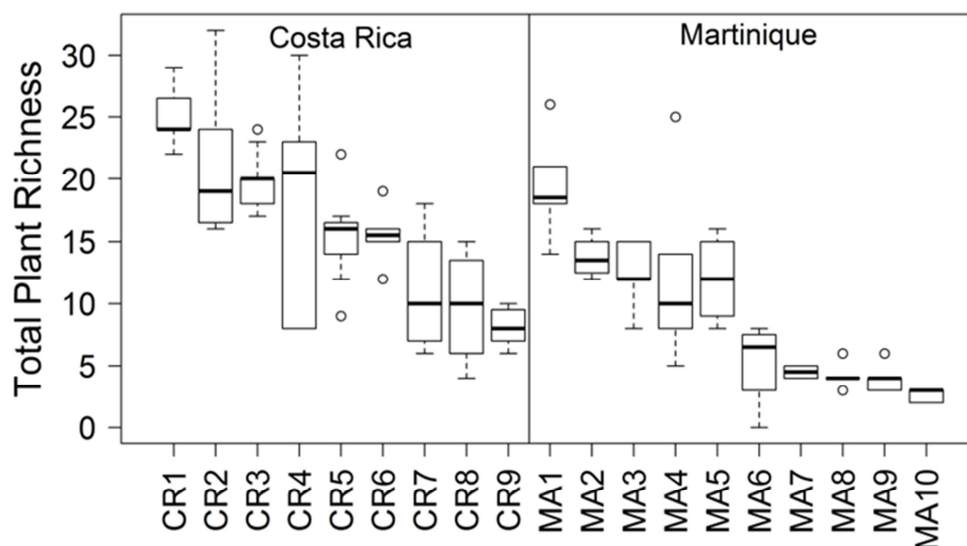


**Figure 12.** Exemple de disposition de placettes (phytomètres) adjacentes au sein d'une même parcelle.

En fonction de la taille des parcelles sélectionnées pour l'expérimentation, nous avons suivi entre 4 et 14 placettes par parcelle. Au total, nous avons réparti 49 placettes dans 10 parcelles en Martinique et 75 placettes dans 9 parcelles au Costa Rica. Les placettes étaient circulaires et mesuraient 10 mètres de rayon. Au centre de chaque placette, nous avons planté un plant de bananier (*Musa acuminata*, triploïde AAA, sous-groupe Cavendish, cultivar Grande Naine) issu de micropropagation *in vitro* qui nous a servi de plante sonde ou phytomètre. Au total, nous avons suivi 124 phytomètres (placettes) dans 19 parcelles. Dans les parcelles les plus denses, la distance minimale entre notre phytomètre et les bananiers présents dans la parcelle était d'1.5m. Pour ne pas introduire de biais relatif à la probabilité d'infestation de notre phytomètre selon sa distance aux autres bananiers dans la placette, nous avons systématiquement planté les phytomètres à 1.5m d'un bananier préexistant même dans les systèmes les moins denses en *Musa*. Dans une même parcelle, les phytomètres adjacents étaient séparés d'au moins 20 m pour que les placettes ne se superposent pas (**Figure 12**). Les parcelles choisies et leur



hétérogénéité en termes de complexité de la végétation ont effectivement permis de couvrir un large gradient de richesse végétale (**Figure 13**). Le gradient au Costa Rica est très large à lui seul, mais les parcelles de Martinique présentent des configurations complémentaires qui densifient le gradient.



**Figure 13.** Graphique en boîtes à moustache montrant la répartition des parcelles choisies pour l'étude au Costa Rica et en Martinique le long d'un gradient de richesse de plantes totale.

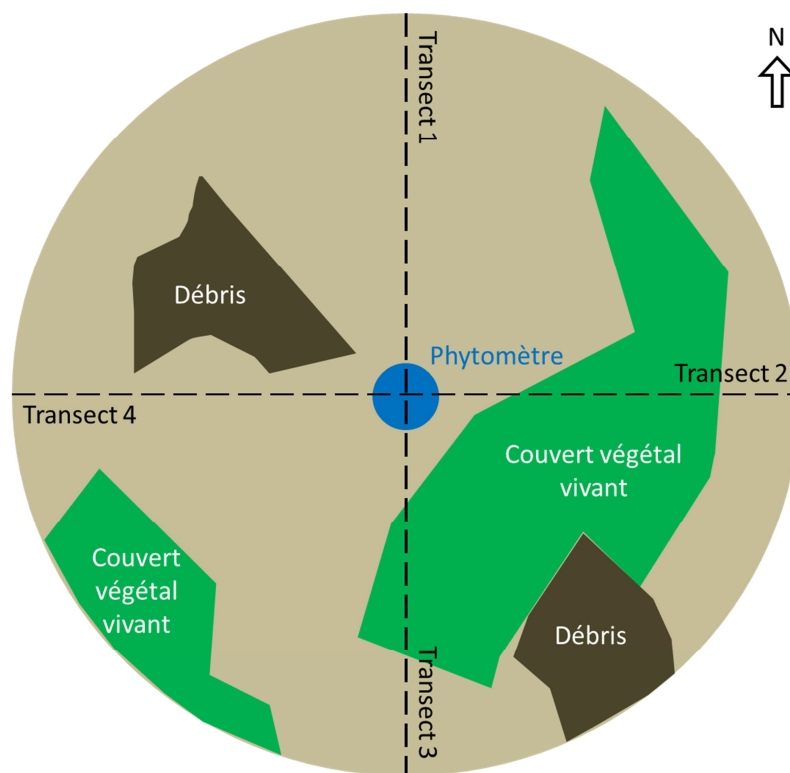
### II.3. Caractérisation de la végétation

Dans chaque placette, nous avons caractérisé la complexité de la communauté de plantes en mesurant (i) l'abondance et la richesse spécifique des plantes autres que *Musa* dans différentes strates de hauteur pour tenir compte de l'hétérogénéité spatiale, (ii) l'abondance et la richesse génotypique des plantes du genre *Musa*, (i) le pourcentage de couvert vivant du sol, (ii) le pourcentage du sol couvert par des débris végétaux, et (iii) l'ouverture de la canopée. Pour les plantes d'une hauteur supérieure à 1.50 m (sommet de la plante), nous avons mesuré la hauteur et la circonférence à 1.30 m du sol et avons quantifié la position par rapport au phytomètre (distance et angle par rapport au Nord).

### II.3.1. Richesse des plantes

Pour l'étude des régulations écologiques des nématodes et du charançon du bananier, la communauté végétale de chaque placette a été subdivisée en deux sous-communautés : une communauté de strate haute (plantes >1.5m) et une communauté de strate basse (plantes <1.5m). Cela nous a permis de tenir compte de possibles effets différents relatifs à la hauteur des plantes, au caractère ligneux, au taux de croissance ou à la durée de vie. En effet, nous supposons que la communauté de la strate haute est *a priori* composée plus largement d'espèces ligneuses pérennes qui peuvent avoir des effets à plus grandes échelles et à plus long-terme sur le système. La composition de la végétation a été évaluée de manières différentes dans ces deux sous-communautés. Dans la strate basse, la richesse a été évaluée le long de 4 transects (**Figure 14**), et les 4 estimations ont été moyennées. Dans la strate haute, la richesse a été calculée après que chaque individu ait été identifié à l'espèce. L'identification des plantes de la strate haute repose sur de la littérature récente (Gargiullo et al. 2008; Rohwer 2012) et les savoirs locaux traditionnels (Cook et al. 2014). Quand l'espèce n'a pas pu être déterminée, une morpho-espèce a été attribué à la plante sur la base de ces particularités morphologiques pour les calculs de richesse. De plus, chaque plante de la strate haute a été mesurée en hauteur et en circonférence à 1.30 mètres du sol, et située dans l'espace par rapport au phytomètre par mesure de la distance au bananier sonde à l'aide d'un télémètre et de l'azimut par rapport au Nord. Cela nous a permis de savoir (i) à quelle strate appartenait chaque plante pour le calcul de la richesse dans les différentes strates et (ii) de connaître la distance de chacun des bananiers par rapport au phytomètre pour le calcul de l'inoculum de la cercosporiose.

Pour tenir compte de l'effet de la structure de la végétation sur le microclimat et la propagation des spores au cours de l'étude des régulations de *M. fijiensis*, la strate haute (>1.5) a été de nouveau subdivisée en trois sous-strates pour: (i) la strate inférieure de 1.50 à 5m, (ii) la strate intermédiaire de 5 à 10 m et (iii) la strate supérieure au-delà de 10 m (**Figure 15**). La richesse et l'abondance des plantes du genre *Musa*, d'une part et autres que *Musa*, d'autre part, ont été recalculées pour chacune de ces trois sous-strates.

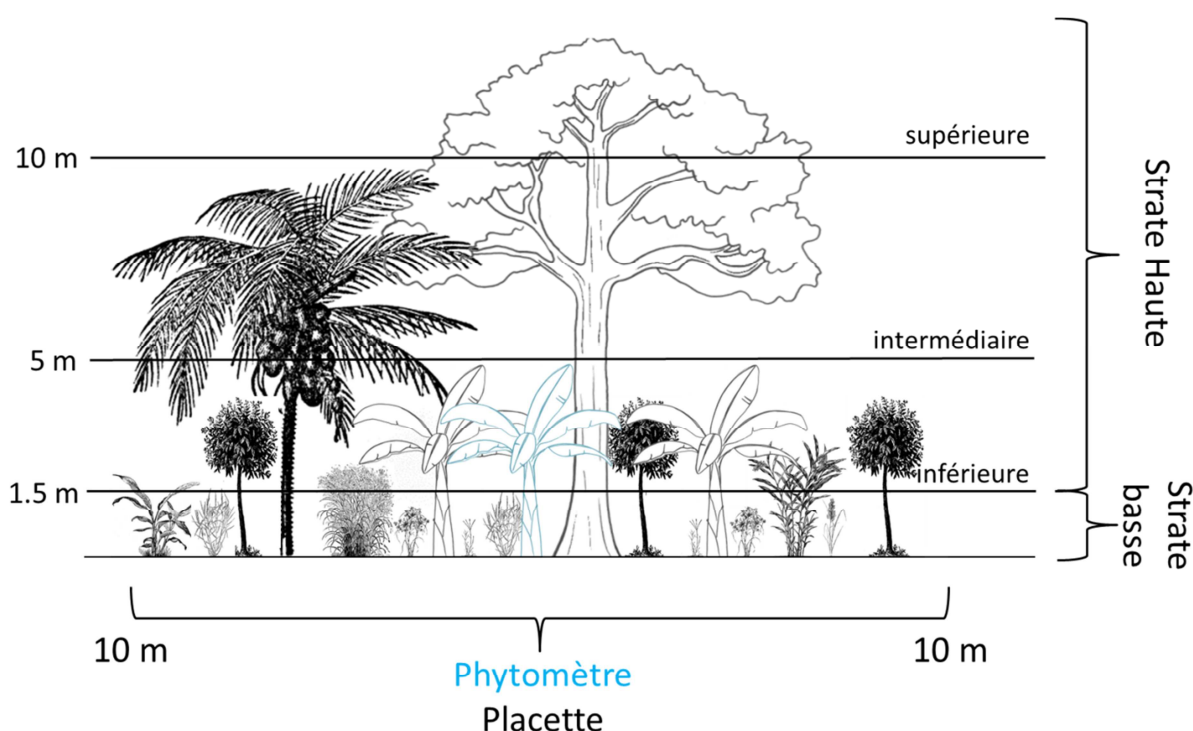


**Figure 14.** Vue du ciel d'une placette avec le phytomètre en son centre et le positionnement des 4 transects, partant du centre de la placette (du phytomètre) vers la périphérie, le long desquels a été évalué la richesse de la strate basse (<1.5 m de haut) de la végétation. Exemple de couverture du sol de la placette par des débris végétaux (marron) et des plantes vivantes (vert).

La richesse des *Musa* a été évaluée à part, pour tenir compte du rôle particulier d'hôte des BAG de ce groupe, et calculée après que le génotype de chaque pied ait été identifié. L'abondance des *Musa* de chaque placette a également été calculée. Par ordre décroissant de fréquence, les génotypes de *Musa* rencontrés dans les placettes sont : Cavendish (86%), Plantain (12%), Figue Pomme (1%), et Fressinette (<1%) en Martinique et Gros Michel (39%), Cavendish (26%), Plantain (21%), Quadrado (7%), Lacatan (3%), Fressinette (1%), Chopo Colorado (<1%), Chopo Blanco (<1%), et Cocori (<1%) au Costa Rica.

### II.3.2. Ouverture de la canopée

Dans chaque placette, un observateur unique a évalué visuellement le pourcentage de la surface du sol recouvert de plantes vivantes d'une part, et de débris végétaux d'autre part, comme caractérisation de la structure de la strate basse (**Figure 14**).



**Figure 15.** Subdivision de la communauté de plantes d'une placette en différentes strates de hauteur pour le calcul de la richesse végétale. Les strates basses et hautes sont distinguées et utilisées pour l'étude des régulations écologiques des nématodes et du charançon du bananier. Les sous-strates inférieures, intermédiaires et supérieures de la strate haute sont distinguées et utilisées pour l'étude des régulations de la cercosporiose noire.

### II.3.3. Couverture du sol

Dans chaque placette, nous avons pris une photo hémisphérique de la canopée au-dessus du phytomètre à l'aide d'un appareil photo muni d'un objectif grand angle (Nikon® NC-E8 Fish-Eye Concenter). L'appareil photo était orienté vers le ciel et maintenu à l'horizontal juste au-dessus du feuillage du phytomètre. Les photos hémisphériques ont été analysées à l'aide du logiciel d'analyse d'image Gap Light Analyzer (Frazer et al. 1999), pour évaluer l'ouverture de la canopée juste au-dessus du phytomètre comme caractérisation de la structure de la strate haute (**Figure 16**).



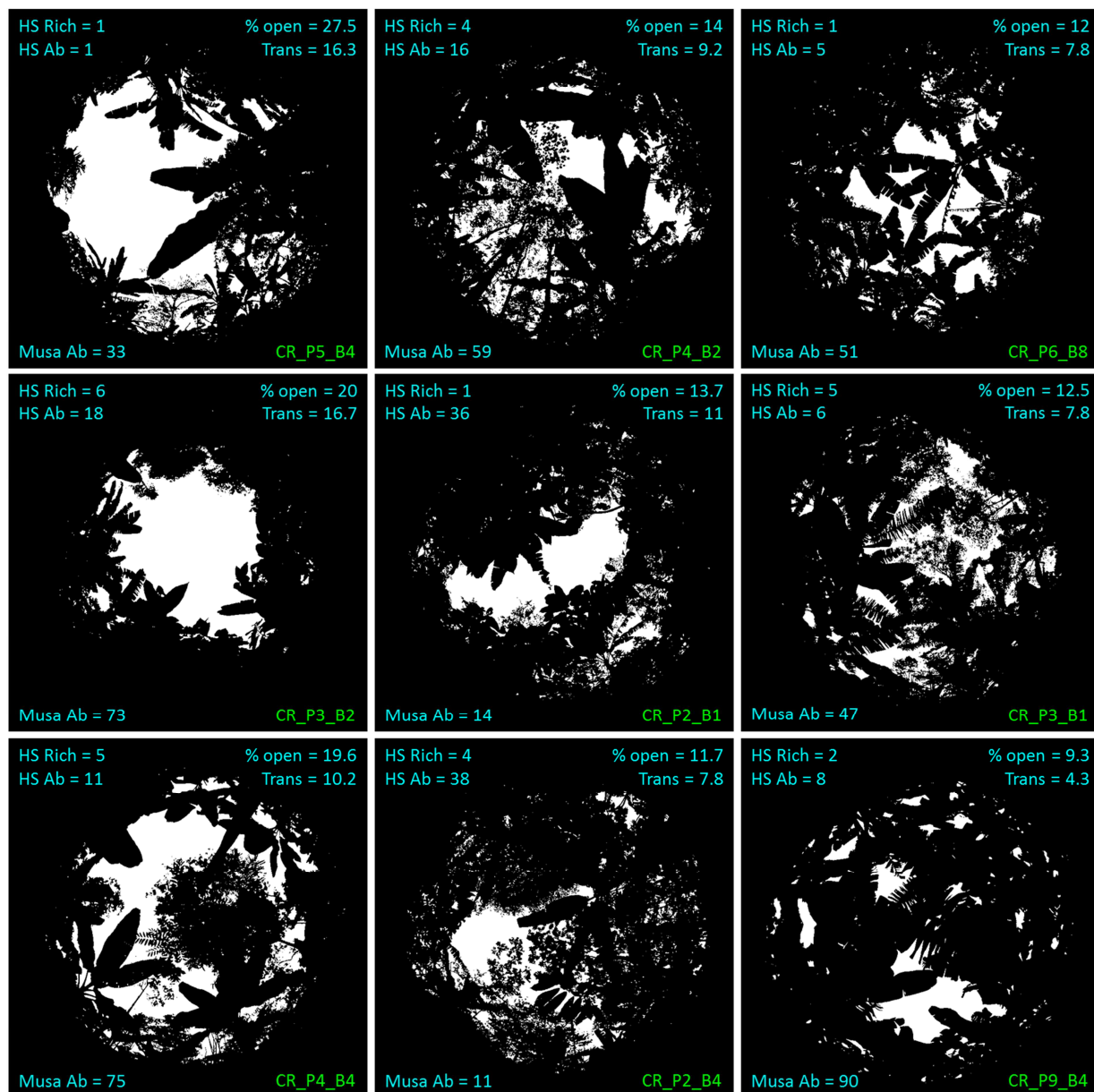
## II.4. Caractérisation du climat et du sol

### II.4.1. Echantillonnage des sols

Des échantillons de sol ont été prélevés en septembre 2015 en Martinique et en août 2015 au Costa Rica. Pour chaque placette, six échantillons de sol ont été prélevés dans un rayon de 50 cm autour du phytomètre et entre 0 et 30 cm de profondeur. Ces six échantillons ont été mélangés pour former un seul échantillon composite par placette. Cinquante grammes de sol de chaque placette ont été envoyés au laboratoire d'analyses des sols du CIRAD (Unité de service 'Analyse des eaux, sols et végétaux', Montpellier, France) pour analyse de l'humidité, de la teneur en matière organique et du ratio C:N des sols.

### I.1.1. Relevés climatiques

Dans chaque parcelle, un enregistreur de données climatiques (Gemini Data Loggers® Tinytag Plus 2) a été placé à proximité d'un des phytomètres et a permis de relever les données de température et d'humidité relative de l'air toutes les 30 minutes pendant l'expérimentation.



**Figure 16.** Exemples de photos hémisphériques prises au-dessus du phytomètre. HS Rich : Richesse de la strate haute (>1.5 m) ; HS Ab : abondance de plantes hors Musa de la strate haute ; Musa Ab : abondance de Musa dans la placette ; % open : ouverture de la canopée ; Trans : lumière transmise totale (diffuse et directe) en  $\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$ .

## II.5. Caractérisation des réseaux trophiques d'arthropodes et de nématodes

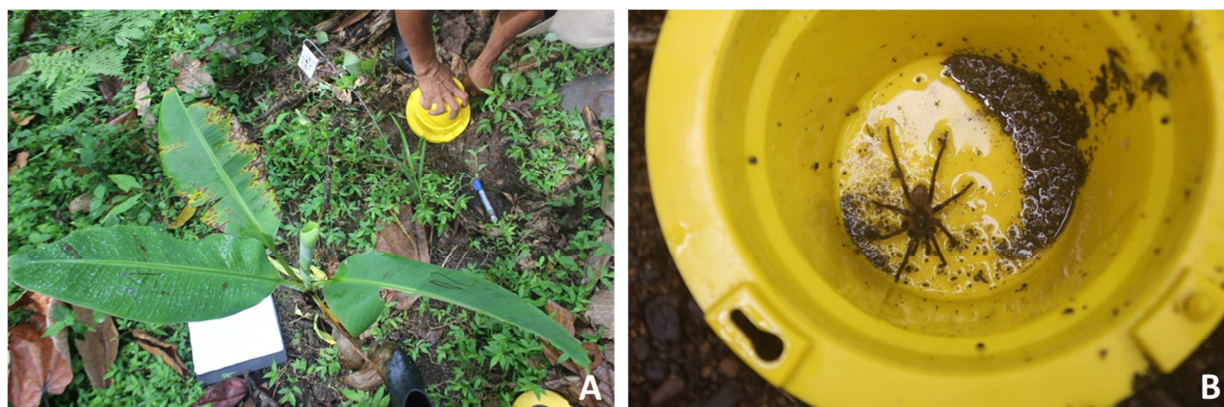
Pour tester les hypothèses de contrôle biologique dans les cas du charançon et des nématodes du bananier, nous avons caractérisé l'abondance des différents niveaux trophiques reliant ces deux BAG à leurs ennemis naturels. Bien que des interactions biotiques puissent contribuer au contrôle biologique de *M. fijiensis* sur les feuilles des

bananiers, nous n'avons pas caractérisé le réseau trophique du microbiome épiphyllé.

#### II.5.1. Réseau trophique d'arthropodes

L'objectif était d'échantillonner les arthropodes se déplaçant au sol pour évaluer leur rôle en tant que proies alternatives ou d'ennemis naturels dans le contrôle biologique du charançon.

Dans toutes les placettes, les arthropodes ont été échantillonnés à l'aide de pièges type 'pitfall' (Cosmotrack®, Calliope) remplis d'un petit volume d'eau savonneuse. Un piège a été enterré au pied de chaque phytomètre et les arthropodes piégés ont été relevés deux jours plus tard (**Figure 17**). Les fourmis ont été identifiées à l'espèce (Baccaro et al. 2015; Bolton 2000; Bolton and Ficken 1994; Dash 2011; Feitosa et al. 2008; Fernández 2007; LaPolla and Fisher 2014; Longino and Fernández 2007; Mackay and Mackay 2010; Pacheco et al. 2013; Wild 2005; Wilson 2003). Les autres arthropodes ont été identifiés à l'ordre ou à la famille (Delvare and Aberlenc 1989) mais dans tous les cas une morpho-espèce a été attribuée à chaque individu sur la base de ses particularités morphologiques. Chaque individu a été rattaché à un groupe trophique parmi les suivants : détritivores, herbivores, omnivores autres que fourmis, fourmis omnivores et prédateurs. En Martinique, les herbivores et les détritivores n'ont pas été identifiés par manque de temps. Le piégeage a été répété 2 fois au Costa Rica et 4 fois en Martinique. Les abondances des différentes répétitions de piégeage d'une placette ont été sommées.



**Figure 17.** (A) Installation d'un piège type « pitfall » à côté d'un phytomètre. (B) Araignée dans un pitfall au Costa Rica.

### II.5.2. Réseau trophique de nématodes

L'objectif était d'échantillonner les nématodes libres du sol pour évaluer leur rôle en tant que proies alternatives ou ennemis naturels dans le contrôle biologique des nématodes phytoparasites du bananier. Les micro-organismes du sol ont un temps de génération court et constituent une ressource de base abondante des chaînes alimentaires. Ainsi, des changements d'abondance des bactéries et champignons du sol sont supposés causer des changements tangibles de l'abondance des organismes microbivores par régulation bottom-up. Les nématodes fongivores et bactérivores ont d'ailleurs été reconnu comme un proxy fiable pour l'abondance des bactéries et des champignons du sol (Ferris et al. 2001; Neher 2001). Nous n'avons donc pas caractérisé directement l'abondance de ces microorganismes. Cependant, les éventuels effets de l'abondance des nématodes bactérivores et fongivores auront pu être interprétés comme le résultat d'interactions antagonistes avec des champignons ou bactéries du sol.

Pour chaque placette, les nématodes libres du sol ont été extraits par élutriation (Seinhorst 1962) d'un échantillon composite de sol de 300g issus du même prélèvement de sol que celui réalisé pour l'analyse du sol. Les nématodes collectés à partir de l'échantillon de sol ont ensuite été placés sur des entonnoirs de Baermann (Whitehead and Hemming 1965) puis fixés, identifiés à la famille ou au genre et comptés à l'aide d'un microscope optique (x50) par le laboratoire ELISOL-Environnement (France). Les nématodes ont été assignés à un des groupes trophiques suivants sur la base de leurs pièces buccales (**Figure 3**) : bactérivores, fongivores, et prédateurs (omnivores et carnivores stricts, en l'état des connaissances il est difficile de distinguer les deux catégories), et l'abondance de chaque groupe trophique a été déterminée. Pour que la prédation affecte significativement l'abondance de proie, le taux de prédation doit excéder le taux de reproduction des proies. En considérant le temps d'ingestion des nématodes prédateurs, leur proportion dans la communauté doit être suffisamment importante pour que le taux de prédation excède le taux de croissance des populations de nématodes phytoparasites. Nous avons donc calculé la proportion de nématodes

prédateurs dans la communauté de nématodes du sol, exprimée en pourcentage de nématodes prédateurs par rapport à l'abondance totale de nématodes libres.

## II.6. Lutte chimique et effeuillage

Comme précisé plus haut, nous avons inclus des parcelles où des fongicides étaient appliqués dans l'étude. Nous avons donc caractérisé l'intensité de cette lutte chimique et la fréquence d'effeuillage prophylactique dans la parcelle. Sur la base d'entretiens avec les agriculteurs et/ou de leurs fichiers d'enregistrement des pratiques et de consommation de fongicides, nous avons calculé un indice de lutte chimique annuel, tenant compte de l'efficacité des différents types de produits (valeur de 1 pour un fongicide systémique à fort effet curatif et valeur de 0.5 pour un fongicide de contact ou un traitement à l'huile seule) et du nombre d'applications, ainsi qu'une fréquence de coupe des feuilles nécrosées. L'effeuillage est reconnu comme une mesure prophylactique permettant de limiter la production d'ascospores par les stades nécrotiques de la cercosporiose noire (Marin et al. 2003) .

## II.7. Abondance, dégâts et étapes du cycle de vie des BAG

Dans le cas des nématodes et du charançon, nous avons mesuré l'abondance et les dégâts et distingué l'effet des facteurs environnementaux sur ces deux variables. L'abondance et les dégâts ont été mesurés sur les phytomètres directement (une mesure par placette) et correspondaient respectivement à (i) l'abondance totale des 4 espèces considérées dans les racines du phytomètre et la proportion de racines nécrosées pour les nématodes et (ii) l'abondance d'adultes dans la placette et le pourcentage du pourtour du bulbe attaqué par les larves pour le charançon du bananier. Dans le cas de la cercosporiose, nous avons mesuré différents étapes du cycle de vie : le niveau de sources d'inoculum dans la placette, l'abondance de spores atteignant le feuillage du phytomètre, la densité de lésions sur le feuillage du phytomètre, la durée d'incubation de la maladie sur le phytomètre et l'évolution de la maladie dans le temps sur le phytomètre.



**Figure 18.** Extraction et comptage des nématodes parasites des racines du bananier. **(A)** Echantillon de racines découpés et lavés. **(B)** Echantillon de racines dans le mixeur avant d'être broyés. **(C)** Passage du broyat de racines au travers des tamis. **(D)** Comptage des nématodes sous microscope.

## II.7.1. Nématodes

### II.7.1.1 Abondance

A la floraison, ou à la fin de l'expérimentation pour les phytomètres n'ayant pas fleuri, un échantillon de 5 racines de 20 cm de long a été prélevé sur chaque phytomètre entre 5 et 30 cm de profondeur près du bulbe. Ces échantillons de racines ont été utilisés pour évaluer l'abondance des quatre principaux nématodes phytoparasites du bananier : *R. similis*, *P. coffeae*, *H. multicinctus*, et *Meloidogyne spp.*. Les nématodes ont été extraits des racines selon la méthode d'Araya-Vargas (2002), identifiés à l'espèce et comptés à l'aide d'un stéréomicroscope (**Figure 18**). Les analyses ont été réalisées par Christiane Mauriol et Roger Rieux du laboratoire de nématologie du Campus Agro-environnemental Caraïbes en Martinique (Le Lamentin, Martinique) et par Randall Vargas et son équipe à CORBANA au Costa Rica (Guapiles, Costa Rica).

### II.7.1.2 Dégâts

Les mêmes échantillons de racines (avant d'être utilisés pour l'extraction des nématodes) ont été utilisés pour évaluer les dégâts causés par les nématodes aux racines. A partir de la méthode développée par Bridge et al. (1993), les racines ont



été coupées en deux longitudinalement, et les dégâts ont été évalués par un observateur unique sur une échelle de 0 (pas de nécrose) à 5 (100% de nécroses).

## II.7.2. Charançon

### II.7.2.1 Abondance

L'abondance des charançons a été évaluée à l'aide de tronçons de pseudo-troncs de bananiers coupés en deux dans la longueur et mesurant 30 cm de long (Musa AAA, sous-groupe Cavendish, Grande Naine cultivar en Martinique ; Gros Michel au Costa Rica), utilisés comme pièges attractifs (Gold et al. 2001) (**Figure 19A**). Les pièges à pseudo-troncs ont d'abord été gardés une semaine en conditions contrôlées à l'extérieur des parcelles, pour avancer leur décomposition et augmenter leur pouvoir d'attraction sur le charançon (Mestre and Rhino 1997) . Après cela, un piège à pseudo-tronc a été placé à la base de chaque phytomètre et laissé une semaine. Les charançons présents sur le piège ont été comptés tous les 2 jours (**Figure 19B**). Après chaque comptage les charançons ont été relâchés près du piège. L'opération globale a été répétée une fois au Costa Rica (6 comptages) et deux fois en Martinique (9 comptages). Pour chaque phytomètre, les différents comptages ont été sommés pour obtenir une estimation unique de l'abondance de charançons par placette.



**Figure 19.** (A) Piège à pseudo-tronc utilisé pour le piégeage des charançons. (B) Charançons du bananier sur un piège à pseudo-tronc.

#### II.7.2.2 Dégâts

A la fin de l'expérimentation, chaque phytomètre a été sorti de terre. Les dégâts causés par les larves des charançons ont été évalués après le retrait au couteau des deux premiers centimètres d'épaisseur du pseudotronc, sur une hauteur de 10 cm au-dessous à 10 cm au-dessus du sol et sur tout le pourtour du pseudotronc. Une échelle de 0 à 100 (modifié à partir de Vilardebo, 1973) a été utilisée pour donner un score de dégâts à chaque phytomètre qui corresponde au pourcentage du pourtour du bulbe touché par les galeries de larve de charançon. Il a été prouvé que cette méthode était représentative du vrai niveau de dégâts du bulbe (Dassou et al. 2015).

#### II.7.3. Cercosporiose noire

##### II.7.3.1 Sources d'inoculum

Le niveau de sources d'inoculum a été calculé comme étant la somme des rapports entre le nombre de feuilles nécrotiques et la distance au phytomètre de tous les bananiers présents dans la placette. Le nombre de feuilles nécrotiques d'un bananier représente son importance en termes de production d'ascospores (Burt et al. 1999). Ce type de spores le plus largement impliqué dans la dispersion de la maladie (Rieux et al. 2014) est produit en quantité proportionnelle à la surface de feuille nécrotique (Burt et al. 1999). La sensibilité à la cercosporiose noire varie entre les génotypes du genre *Musa* (Fouré et al. 1990). Dans chaque placette, nous avons déterminé le nombre de feuilles nécrotiques moyens pour chaque génotype en échantillonnant au moins un bananier de chaque génotype dans l'environnement du phytomètre. Nous avons considéré que tous les bananiers d'un génotype donné dans une placette avaient le même nombre de feuilles nécrotiques. La source d'inoculum représenté par un bananier est pondéré par sa distance au phytomètre puisque la probabilité qu'une spore atteigne le phytomètre décroît avec la distance (Rieux et al. 2014).

##### II.7.3.2 Abondance de spores

Pour évaluer l'abondance de spores atteignant le feuillage du phytomètre, nous avons utilisé une plante piège (un jeune plant de bananier issu de la micro-propagation *in vitro*, *Musa acuminata*, triploïde AAA, sous-groupe Cavendish, Grande



Naine cultivar) que nous avons exposée aux spores dans la placette pendant une semaine, puis placée dans des conditions hermétiques aux spores et favorables à la germination et au développement des lésions, en dehors de la placette (**Figure 20**).

Nous avons utilisé une plante piège par placette et avons coupé toutes ses feuilles sauf la dernière émise. Nous avons placé cette plante piège, et son unique feuille au stade B de déroulement du cigare (**Figure 21**), au sommet d'un poteau de 2m de haut au-dessus du feuillage du phytomètre. Après 7 jours, nous avons retiré la plante piège de la placette et l'avons placée sous ombrage artificiel à 70% et dans un sac individuel en polyéthylène transparent et respirant. Cela nous a permis d'empêcher les nouvelles infections (barrière physique) et de fournir des conditions favorables à l'évolution de la maladie (haute humidité et durée d'humectation importante). La durée d'incubation des lésions sur la plante piège a été mesurée comme durée d'incubation de référence, observée en conditions optimales. Après deux fois la durée d'incubation moins 2 jours (Rieux et al. 2014), nous avons donc pu compter le nombre de lésions de stade 1 et 2 (Fouré 1985) sur la feuille de la plante piège correspondant au nombre total de spores s'étant déposé sur la feuille pendant son exposition dans la placette. Nous avons divisé le nombre de lésions par la surface de la feuille suivie et par le nombre de jours d'exposition. Nous avons ainsi obtenu une estimation de l'abondance de spores atteignant le feuillage du phytomètre en absence de régulations.



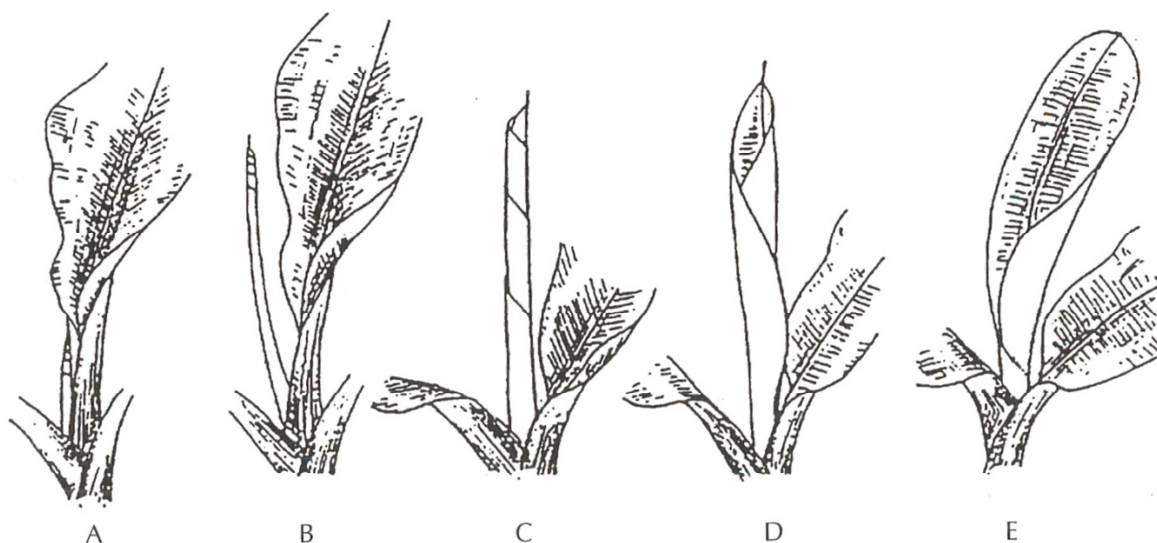
**Figure 20.** Plante piège n'ayant plus qu'une seule feuille (**A**) placée dans chaque placette au-dessus du phytomètre pendant 7 jours (**B**) puis placée en conditions contrôlées

favorables au développement de la cercosporiose noire, c'est-à-dire sous une toile d'ombrage à 70% et à l'intérieur d'un sac respirant en polyéthylène transparent jusqu'à comptage des lésions sur la feuille suivie au bout d'un temps égal à deux fois la durée d'incubation moins 2 jours (C).

### II.7.3.3 Densité de lésions et durée d'incubation

En janvier 2015 en Martinique et en août 2015 au Costa Rica, nous avons commencé à suivre la dernière feuille émise (au stade B, **Figure 21**) par chaque phytomètre pour évaluer la durée d'incubation de la maladie et la densité de lésions se développant réellement dans les conditions de la placette. La densité de lésions observée sur le phytomètre a été prise comme mesure des dégâts.

La durée d'incubation correspondait au nombre de jours entre le premier jour d'exposition aux spores de la feuille suivie (à partir du stade cigare) et le jour d'apparition des premières lésions de stade 1 (Fouré 1982; Fouré 1985).



**Figure 21.** Etapes du déroulement d'une feuille de bananier (d'après Brun 1962, extrait de Jones 2000).

Après deux fois la durée d'incubation moins 2 jours (Rieux et al. 2014), nous avons compté le nombre de lésions sur la feuille suivie. A ce moment-là, toutes les spores de la première génération déposée sont supposées avoir formées des lésions tandis que les spores produites par les lésions infectieuses (conidies) n'ont pas encore

formées de nouvelles lésions. Nous avons divisé le nombre de lésions par la surface de la feuille suivie pour obtenir la densité de lésions et pouvoir comparer les niveaux de dégâts entre les phytomètres. Puis, nous avons divisé la densité de lésions par la durée d'incubation pour tenir compte de la relation entre le temps d'exposition et le nombre de spores déposées sur la feuille. La densité de lésions est donc exprimée en nombres de lésions par unité de surface de feuille (cm<sup>2</sup>) par jour d'exposition.

#### II.7.3.4 Evolution des lésions

Le nombre de feuilles nécrosées du phytomètre a été mesuré à plusieurs moments au cours de la période de suivi, permettant de tracer la courbe de progression de la maladie, c'est-à-dire la courbe de la surface nécrotique cumulée en fonction du temps. Nous avons ainsi pu calculer l'aire sous la courbe de progression de la maladie (AUDPC) comme une mesure de la sévérité de la maladie (dégâts) intégrée au cours du temps. Nous avons divisé l'AUDPC par la durée de suivi pour pouvoir comparer les phytomètres entre eux malgré des dates de début et de fin de suivi différentes.

### II.8. Production de biomasse

A la plantation, tous les phytomètres étaient de taille similaire et présentaient des biomasses équivalentes. La production de biomasse au cours de l'expérimentation a été mesurée au cours du temps et à la fin de l'expérimentation. Au cours de l'expérimentation, la circonférence du pseudotrunc a été mesurée à l'aide d'un mètre-ruban à une hauteur correspondant à 2/3 de la hauteur du pseudo-tronc par rapport au sol, à plusieurs reprises. Cette hauteur relative nous a permis de tenir compte de la différence de vitesse de croissance entre les phytomètres. Pour les phytomètres ayant fleuri, les différentes parties du bananier (régime, fruits, feuilles, pseudo-tronc et bulbe) ont été pesées 10 semaines après la floraison. Pour les phytomètres n'ayant pas fleuri, les feuilles, le pseudo-tronc et le bulbe ont été pesés à la fin de l'expérimentation (janvier 2016).

### III. Démarche globale

La démarche globale se décompose en quatre étapes : (i) la quantification par modélisation théorique des niveaux minimum de régulation des BAG racinaires et foliaires requis pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition pour les ressources dans différents scénarios virtuels de disponibilité des ressources et d'association (profils contrastés de plantes associées en termes d'interception des ressources), (ii) la quantification des services de régulations des trois importants BAG du bananier dans un gradient de complexité de la végétation à partir de données de terrain, (iii) l'identification des caractéristiques de la complexité de la végétation à l'échelle de la parcelle associées aux régulations des BAG et la quantification des mécanismes de régulation à partir de données de terrain, et (iv) la quantification des parts d'écart de production de biomasse attribuables aux BAG et au partage des ressources entre plantes et l'analyse de leur lien avec les caractéristiques de complexité de la végétation. Ici, je présente une brève description des approches mises en œuvre à chaque étape, qui seront ensuite détaillées dans les chapitres suivants.

#### III.1. Quantification des niveaux de régulation des BAG requis pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition

Dans un premier temps j'ai cherché à étudier de manière théorique les interactions entre la réduction de la fonctionnalité des organes de la culture par les BAG et le partage des ressources avec une plante associée. Je me suis appuyé sur un modèle de croissance du bananier préalablement paramétré que j'ai complété avec des paramètres d'entrée décrivant le profil d'interception des ressources (azote et rayonnement) d'une plante associée, les niveaux de dégâts de deux BAG (foliaire et tellurique) et les niveaux de régulation de ces deux BAG. J'ai utilisé cet outil mécaniste pour simuler le rendement du bananier en condition de peuplement monospécifique et sous différents niveaux d'azote et de rayonnement disponibles. Puis j'ai simulé le rendement de trois scénarios d'association contrastés en terme d'interception des ressources par la plante associée, sous les mêmes niveaux de disponibilité d'azote et de rayonnement que le peuplement monospécifique et en faisant varier les niveaux de régulations des BAG. En étudiant les sorties des

simulations combinées aux valeurs des paramètres d'entrée, j'ai pu pour chaque scénario d'association (profil d'interception des ressources) dans chaque situation de disponibilité des ressources, déterminer les niveaux de régulation des BAG nécessaire pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition pour les ressources (interception par la plante associée).

### III.2. Quantification des services de régulation des BAG

Dans cette seconde partie, mon objectif était d'utiliser le modèle des agroécosystèmes bananiers pour comprendre et quantifier l'effet de la complexité de la végétation au sein de la parcelle sur différents types de BAG simultanément. J'ai mené une étude de terrain au Costa Rica et en Martinique en me basant sur le gradient de complexité végétale disponible dans les parcelles d'agriculteurs et en utilisant des bananiers standards comme sonde des régulations écologiques des BAG dans les différents environnements. Grâce aux données collectées j'ai pu quantifier les services de régulation des trois BAG. Dans les cas des nématodes et du charançon, j'ai utilisé des modèles linéaires pour quantifier l'effet global de la richesse végétale sur l'abondance et les dégâts des BAG comme mesure du niveau de service de régulation moyen. Dans le cas de la cercosporiose noire, j'ai pu estimer pour chaque phytomètre la taille des services de régulation de quatre étapes du cycle épidémique de la maladie en comparant les données observées à des courbes-enveloppes ou à des données issues de traitement de contrôle.

### III.3. Mécanismes de régulation des BAG en lien avec la complexité de la végétation

Après avoir quantifié de manière globale les services de régulation des trois BAG, j'ai cherché à identifier les caractéristiques de la végétation relatives à sa complexité, impliquées dans les régulations et à quantifier les différents mécanismes mis en évidence. Pour cela, j'ai confronté mes données à des réseaux d'équations structurelles. Un réseau d'équation structurelles est la somme organisée de plusieurs modèles linéaires décrivant la structure causale *a priori* des interactions entre les composants d'un système, incluant les agroécosystèmes. Cette approche,

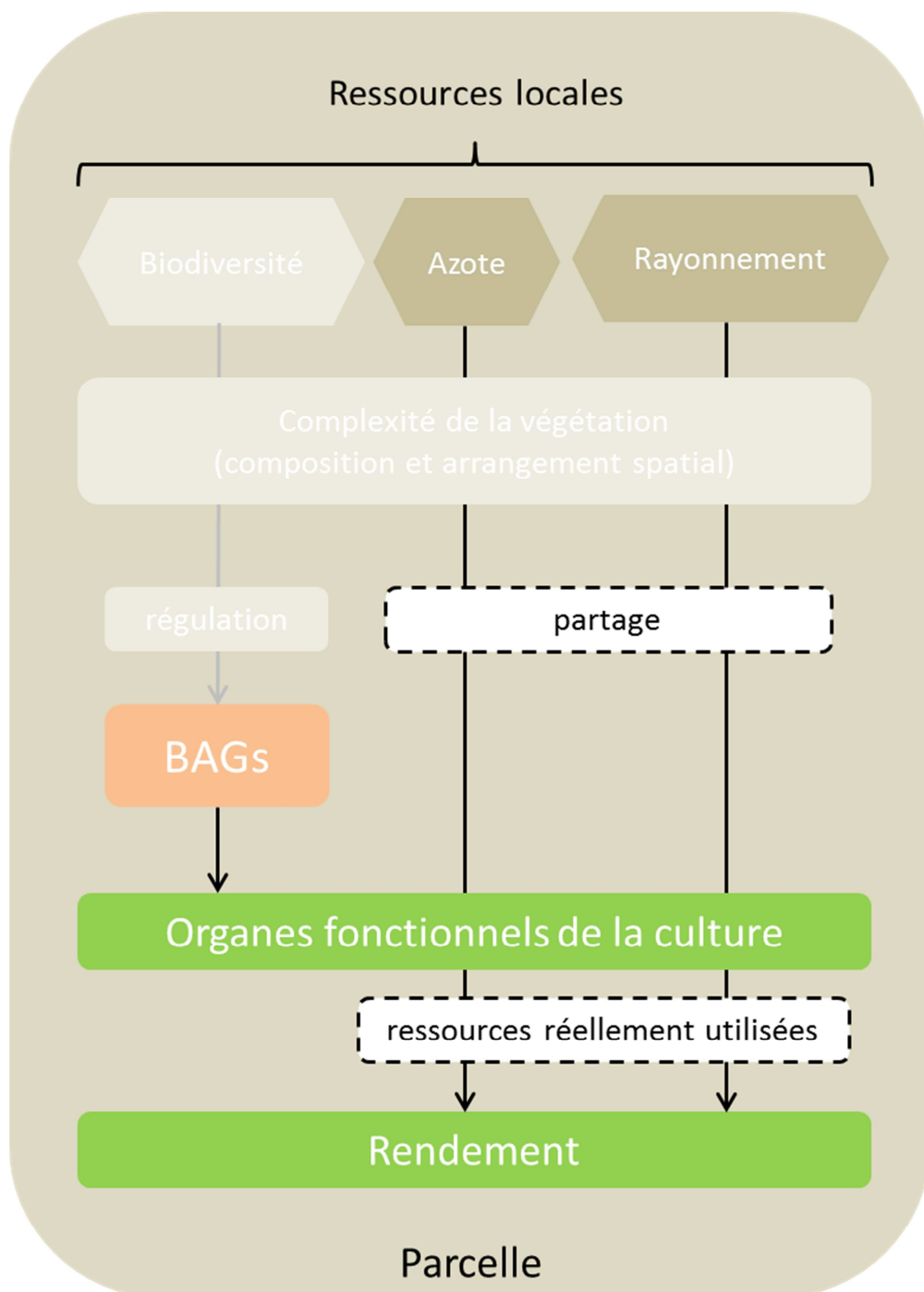
développée par les sciences sociales, a été adaptée à l'étude des écosystèmes depuis peu (Grace 2006). Encore plus récemment, cette approche a été généralisée (« piecewise structural equation modeling ») pour inclure des modèles généralisés (Lefcheck 2016). Pour chacun des trois BAG, j'ai mis en œuvre un réseau d'équations structurelles basé sur des hypothèses concernant les mécanismes impliqués dans les régulations. Chaque réseau était constitué de modèles linéaires généralisés mixtes et a été implémenté sous R à l'aide du package piecewiseSEM (Lefcheck 2016).

#### III.4. Quantification des parts d'écart de biomasse attribuables aux BAG et aux ressources en lien avec la complexité de la végétation

Enfin, mon dernier objectif était de quantifier la part de responsabilité des BAG et du partage des ressources dans les réductions de production de biomasse observées au cours de l'expérimentation et de relier la part de chacun des facteurs à la complexité de la végétation. Dans l'esprit d'une analyse d'écart de rendement, j'ai utilisé une approche simple basée sur des modèles linéaires semi-mécanistes pour décomposer les écarts de rendement de manière hiérarchique.

## Chapitre 3 – Quantification des niveaux de régulation des BAG requis pour compenser les pertes de rendement par approche théorique

L'objectif de ce chapitre est de quantifier, par une approche de modélisation théorique, les niveaux de services de régulation minimum requis, fournis par la végétation, pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition (partage) pour les ressources dans les agroécosystèmes diversifiés. Je m'intéresse plus particulièrement à la régulation de deux types de BAG, foliaire et racinaire, dans différents scénarios de disponibilité des ressources (azote et rayonnement) et de compétition (association de la culture avec différentes plantes présentant des profils d'interception des ressources contrastés).





# I. Balancing competition for resources with multiple pest regulation in diversified agroecosystems: A process-based approach to reconcile diversification and productivity

## Authors

Charlotte Poeydebat<sup>a</sup>, Dominique Carval<sup>a</sup>, Luc de Lapeyre de Bellaire<sup>b</sup>, Philippe Tixier<sup>b,c</sup>

## Authors' affiliations

<sup>a</sup> CIRAD, CAEC, Petit Morne, BP 214, 97285 Le Lamentin cedex 2, Martinique, France

<sup>b</sup> CIRAD, UPR 26 GECO, TA B-26/PS4, Boulevard de la Lironde, 34398, Montpellier Cedex 5, France

<sup>c</sup> CATIE, Departamento de Agricultura y Agroforesteria, 7170, Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica

**Keywords:** crop model, yield losses, resource balance, vegetation assemblage, injury profile, plant trait

**Abstract.** Agroecosystem plant diversification can enhance pest biological regulation and is a promising alternative to pesticide application. However, the costs of competition for resources between plants may exceed the benefits gained by pest regulation. To disentangle the interactions between pest regulation and competition, we developed a generic process-based approach that accounts for the effects of an associated plant and leaf and root pests on biomass production. We considered three crop-plant associations that differ in competition profiles, and we simulated biomass production under wide ranges of both pest regulation rates and resources' availability. We analyzed outputs to quantify the pest regulation service level that would be required to attain monoculture yield and other production goals. Results showed that pest regulation requirements were highly dependent on the profile of resource interception of the associated plant and on resources' availability. Pest regulation and the magnitude of competition between plants interacted in determining the balance between nitrogen and radiation uptake by the crop. Our findings suggest that productivity of diversified agroecosystems relative to monoculture should be optimized by assembling plants whose characteristics balance crops' resource acquisition. The theoretical insights from our study draw generic rules for vegetation assemblage to optimize trade-offs between pest regulation and production. Our findings and approach may have implications in understanding, theorizing and implementing agroecosystem diversification. By its generic and adaptable structure, our approach should be useful for studying the effects of diversification in many agroecosystems.

## I.1. Introduction

According to the resource concentration hypothesis, intensive cropping systems, in which crops are cultivated at high densities in large fields, are prone to pest infestation. In such systems, crop protection and yield rely on pesticides that can threaten biodiversity and human health (Aktar et al. 2009; Tilman et al. 2002). To be more sustainable, but still efficient in limiting yield losses, pest management should be based on a systemic approach that accounts for multiple pests and that combines biopesticides, biological control agents, pheromones, ecological engineering of plant biodiversity, and cultural practices (Birch et al. 2011; Lewis et al. 1997). In this sense, agroecosystem plant diversification is increasingly considered a promising way to restore ecosystem functions, including ecological pest regulation (Altieri 1999; Gurr et al. 2003; Leakey 2014; Malézieux et al. 2009; Tscharntke et al. 2012).

Plant diversification alters the properties of agroecosystems in terms of both resource partitioning (Malézieux et al. 2009) and pest regulation (Letourneau et al. 2011). On the one hand, field-scale diversification often results in yield losses (Letourneau et al. 2011; Quijas et al. 2010) because of competition for resources between the crop and associated plants. The magnitude of this competition depends on the availability of resources and on the functional and architectural complementarity of plant traits involved in resource capture (Brooker et al. 2015; Roscher et al. 2012; Zuppinger-Dingley et al. 2014). On the other hand, plant diversification may interfere with pest regulation by affecting life cycles and dispersion of populations of pests and agents of biological control and their interactions through modifications of i) the micro-climate, ii) the diversity and concentration of resources, iii) the diversity and fragmentation of habitats, and iv) the chemical environment (Altieri and Letourneau 1982; Norris and Kogan 2005; Ratnadass et al. 2012; Schroth et al. 2000; Trenbath 1993). Agroecosystem plant diversification at the field scale has apparently enhanced ecological pest regulation in many cases and for diverse pests (Letourneau et al. 2011; Quijas et al. 2010). In some situations, however, plant diversification can favor pests (Norris and Kogan 2005; Schroth et al. 2000) and can reduce pest regulation and increase pest damage (Letourneau et al. 2011; Quijas et al. 2010).

Because most pests damage crop organs involved in resource acquisition, pest regulation and resource partitioning strongly interact to determine crop growth and yield. Consequently, the increased ecological pest regulation gained from plant diversification may be outweighed by a stronger competition for resources. To optimize crop biomass production when introducing associated plants in an agroecosystem, yield losses induced by competition for resources between the crop and associated plants should be compensated by yield gains resulting from higher pest regulation.

Insights into the effects of plant diversification on production, pest regulation, and other ecosystem services have been obtained by combining experimental studies with statistical models (Bradford et al. 2014; Poveda et al. 2012) and by meta-analyses (Iverson et al. 2014; Letourneau et al. 2011). Unlike process-based approaches, these methods allow little extrapolation, prediction, or clarification of the underlying processes. Schipanski et al. (2014) assessed various ecosystem services using process-based modeling but were forced to use semi-quantitative estimates of pest regulation, based on the literature and expert knowledge, because of a lack of an appropriate simulation tool. Although process-based models have been used to assess the effect of pest management strategies on pest dynamics and crop performance, authors have not included plant diversification as a strategy and thus ignored the potential effects of plant competition (Grechi et al. 2012; Lô-Pelzer et al. 2010). Other authors designed models simulating the effect of plant diversity on crop production through competition without including pests (Brisson et al. 2004; Munier-Jolain et al. 2013; Schipanski et al. 2014; Shili-Touzi et al. 2010). To our knowledge, no process-based model has been specifically developed to disentangle the interactions between competition for resources and pest regulation at crop scale in a general plant diversification perspective.

In this study, we present a process-based agroecosystem modeling approach that combines a validated crop growth model with the impact of an associated plant and two pest types on crop's resource uptake. We simulate three archetypal scenarios involving associated plants with different profiles of resource interception under wide ranges of resources' availability. We quantified pest regulation rates required to compensate for yield losses due to competition, compared to monoculture yield and a range of production goals, depending on the profile of resource interception of the

associated plant and resources' availability. We analyzed model outputs to gain theoretical and generic knowledge about crop-plant-pest interactions in diversified agroecosystems.

## I.2. Methods

### I.2.1. Process-based approach

From previous parametrized and calibrated modeling works (Ripoche et al. 2012; Tixier et al. 2008), we developed a simplified model structure for the simulation of diversified agroecosystems that combine a crop model with profiles of pest injury and profiles of resource interception by an associated plant (Fig. 1). This model simulated crop biomass on a weekly time step. Three crop phenological stages were distinguished and successively triggered according to heat-unit accumulation thresholds. Biomass was allocated to the different parts of the crop according to the stage. Vegetative (leaves, roots and pseudostem) and reproductive (fruit bunch) biomass were expressed as  $\text{kg plant}^{-1} \text{ year}^{-1}$ . The global incident radiation,  $GRad$ , intercepted by the crop was proportional to the crop's leaf area index ( $LAI$ ) and was converted into biomass according to a radiation-use efficiency coefficient. The mineral nitrogen content of the soil,  $N_{soil}$ , depended on the initial stock value and on a constant nitrogen mineralization rate,  $N_{min}$ , and reflected overall soil fertility. Crop nitrogen uptake was deducted from  $N_{soil}$  at each time step  $t$ . The amount of nitrogen available to the crop,  $N_{crop}$ , was proportional to  $N_{soil}$  but was also determined by the ratio between the actual root biomass at  $t$  and the potential root biomass that can be attained under optimal growth conditions. When  $N_{crop}$  was below  $38 \text{ kg N ha}^{-1}$ , the crop was considered to suffer from nitrogen stress whose intensity increased with  $N_{crop}$  decrease (Ripoche et al. 2012). This stress affected crop growth by reducing heat-unit accumulation and biomass production. Water was considered to be non-limiting for crop growth.

Additionally to crop growth simulation, our model accounted for the effects of pests and an associated plant on crop growth. Pests were classified into root and leaf pest types and each type was characterized by the proportion of organ damaged at each time step,  $\alpha_{root}$  and  $\alpha_{leaf}$  respectively. Pest damage rates were constant across

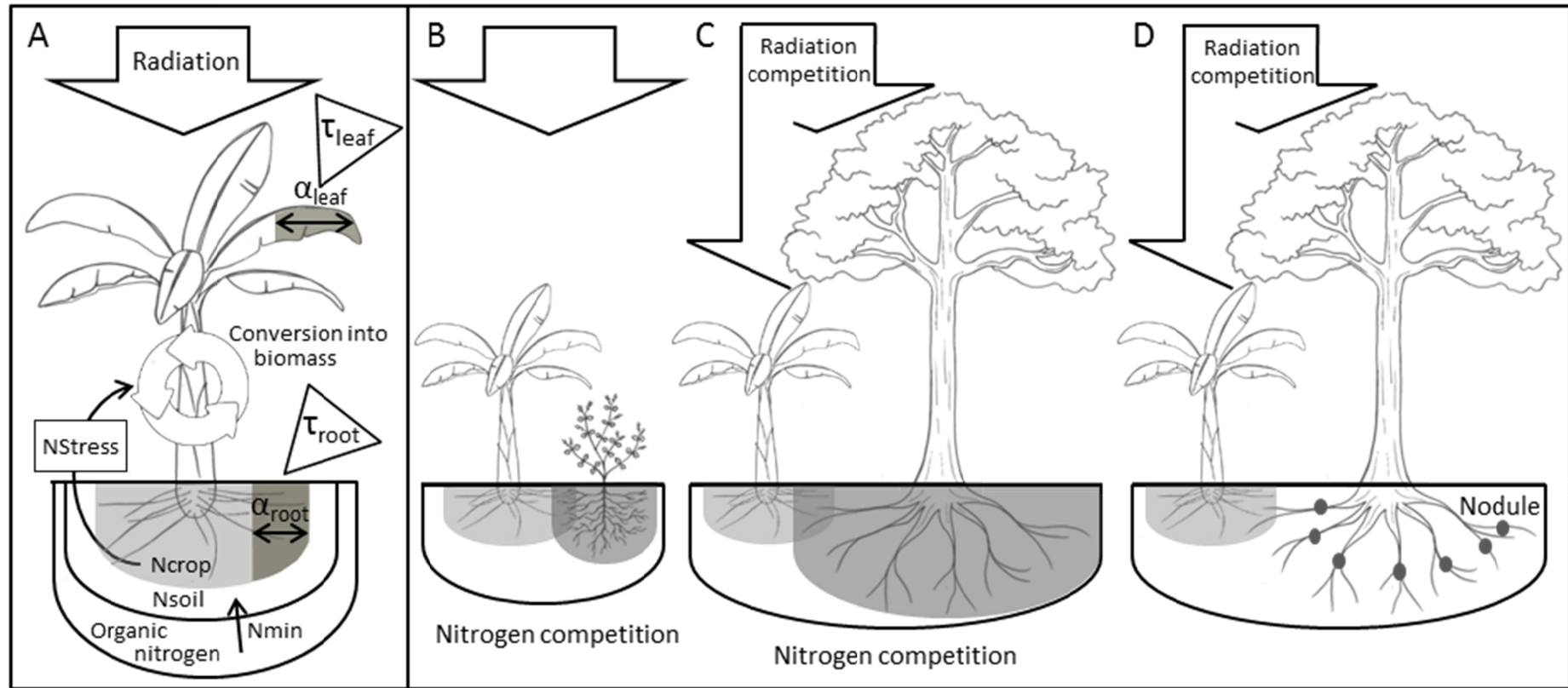
simulations and throughout the crop cycle. Damages reduced functional biomass and thus the crop's ability to use nitrogen and radiation resources. Pest regulation rates,  $r_{root}$  and  $r_{leaf}$  respectively for root and leaf pests, that were constant throughout the crop cycle, were applied to pest damage rates to reduce pest damages. At each simulation time step, crop biomass production was penalized by the proportion of crop organs destroyed by the pests depending of the final damage rates resulting from the product between pest damage and regulation rates. The banana tree was considered to develop in an intermediary height stratum, while the associated plant was standing either below or above the crop. The relative height of the crop and the associated plant were constant throughout the crop cycle. We assumed that the associated plant had a constant biomass and was characterized by its light radiation interception coefficient,  $\beta_{radiation}$ , and its nitrogen demand,  $\beta_{nitrogen}$ .  $\beta_{radiation}$  values depended on the height of the plant relative to that of the crop, and  $\beta_{nitrogen}$  values depended on the plant's ability to fix atmospheric nitrogen; both coefficients were constant throughout the crop cycle. At each time step  $t$ , nitrogen uptake by the associated plant was deducted from  $N_{crop}$ .

Details and R code of the framework are provided in Appendix 1 in Supporting Information.

### I.2.2. Application to virtual scenarios of banana agroecosystem diversification

The framework presented above may be used for any crop for which a parametrized and validated growth simulation model is available. Here, we used a banana agroecosystem as the model system because: i) previous modeling work provided us with a calibrated banana crop model (Ripoche et al. 2012; Tixier et al. 2008); ii) banana plants have an intermediate position in the canopy, which is essential for studying interspecific competition for light radiation; ; and iii) the wet tropical conditions under which bananas are grown allowed us to assume that weather was constant and to avoid needing climatic data. To illustrate the relationship between production and pest regulation in diversified agroecosystems, we simulated three virtual scenarios of diversification in which the banana crop was associated with a plant with one of three resource interception profiles: i) a ground plant (GP) standing

below the crop and competing for nitrogen only (Fig. 1B); ii) a tree (T) standing above the crop and competing for radiation and soil nitrogen (Fig. 1C); and iii) a nitrogen-fixing tree (NFT), competing only for radiation (Fig. 1D). The coefficients of resource interception describing the profile of the associated plant in terms of competition were set arbitrarily to represent the different scenarios. Parameters from the crop model were calibrated from previous works (Table 1). Air temperature was set to be representative of tropical conditions and assumed to be constant. Nmin and GRad varied to represent the ranges of nitrogen and radiation availability likely to be encountered in fields.



**Figure 1.** Schematic diagram of the modeling framework (A) and of the scenarios of diversification (B, C & D). (A) In the crop model, LAI and root biomass are damaged by pests following  $\alpha_{leaf}$  and  $\alpha_{root}$  rates, respectively. Leaf and root damages are regulated according to  $\tau_{leaf}$  and  $\tau_{root}$  rates, respectively. Organic nitrogen is mineralized at  $Nmin$  rate and added to the stock of soil mineral nitrogen. The part of  $Nsoil$  accessible to the crop,  $Ncrop$ , depends on the functional root biomass. When  $Ncrop$  fall below a threshold, crop growth is affected by nitrogen stress,  $NStress$ . Three plants were associated to the crop for simulation: (B) a ground plant competing for nitrogen only, (C) a non-leguminous tree competing for nitrogen and radiation, (D) and a leguminous tree competing for radiation only (D).

**Table 1.** Values and references for calibration of model parameters

Parameter	Value	Description	References for calibration
STFin (degree days)	1400	thermal time sum from planting to flowering initiation	Tixier <i>et al.</i> 2004
STFlo (degree days)	400	thermal time sum from flowering initiation to flowering	Ripoche <i>et al.</i> 2012
STFH (degree days)	900	thermal time sum from flowering to harvest	Ripoche <i>et al.</i> 2012
T0 (Celsius degrees)	14	basal temperature for development	Robinson 1996
Ea	0.95	photosynthetically active radiation	Tixier <i>et al.</i> 2011
Ec	0.48	photosynthetically active radiation intercepted	
Eb	0.018	conversion efficiency	
K	0.7	crop coefficient	
FWC	0.75	fruit/bunch water content	Nyombi <i>et al.</i> 2009
seneBF	0.017	rate of leaf senescence before flowering	Ripoche <i>et al.</i> 2012
seneAF	0.025	rate of leaf senescence after flowering	Ripoche <i>et al.</i> 2012
SLA (m <sup>2</sup> kg <sup>-1</sup> dry leaf)	7.4	specific leaf area (leaf surface by biomass unit)	Ripoche <i>et al.</i> 2012
LFpcent (%)	0.34	percent of assimilates allocated to leaf during vegetative growth	Ripoche <i>et al.</i> 2012
S (m <sup>2</sup> )	5.3	ground surface of the banana tree	Ripoche <i>et al.</i> 2012
Rootmax* (kg)	1.75	potential root biomass	Tixier 2004
RTpcent	0.22	percent of vegetative biomass allocated to the roots	
TNcrop (% N)	0.008	banana tissue nitrogen content	
Nthreshold (kg N ha <sup>-1</sup> )	38	soil nitrogen content threshold below which stress can occur	Ripoche <i>et al.</i> 2012
$\alpha_{\text{leaf}}$	0.08	leaf necrosis rate induced by pest	Tixier 2004
$\tau_{\text{leaf}}^{\dagger}$	0-1	regulation rate of leaf pest damage	
$\alpha_{\text{root}}$	0.05	root necrosis rate induced by pest	
$\tau_{\text{root}}^{\dagger}$	0-1	regulation rate of root pest damage	
$\beta_{\text{radiation}}^{\ddagger}$ (%)	15	percent of radiation intercepted by the associated plant when shading	Ripoche <i>et al.</i> 2012
$\beta_{\text{nitrogen}}^{\ddagger}$ (kg N ha <sup>-1</sup> week <sup>-1</sup> )	2	nitrogen demand of the associated plant when non-leguminous	
GRad $^{\dagger}$ (MJ m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	9-15	daily global radiation	
Temp (Celsius degrees)	25	air temperature	Tixier 2004
Nmin $^{\dagger}$ (kg N ha <sup>-1</sup> week <sup>-1</sup> )	0-6	soil nitrogen mineralization rate	
Nsoil (Kg N ha <sup>-1</sup> )	100	Initial stock of soil nitrogen	

\* Rootmax value was obtained by simulating crop growth under potential growth conditions.

$^{\dagger}$  The numbers in the "value" column correspond to the extreme values of the range used in the study.

$^{\ddagger}$  Parameters corresponding to resource interception by the associated plant. Indicated values correspond to cases where the associated plant competes with the crop for the resource. When the associated plant does not compete for a resource the corresponding parameter is set to 0.



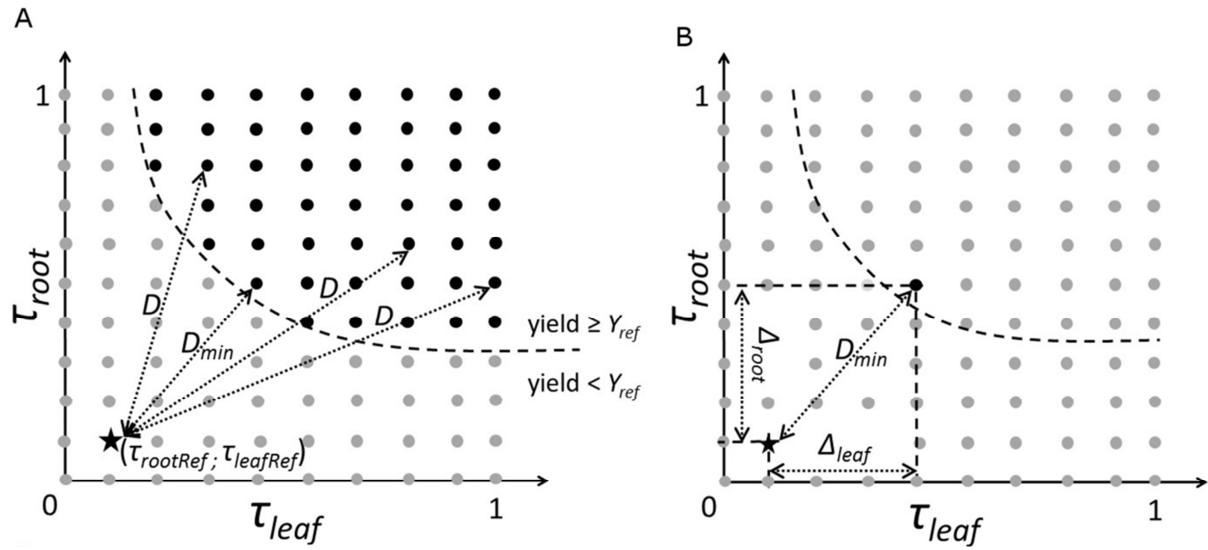
The model was deliberately based on a series of assumptions, i. e. no water limitation, constant weather, constant associated plant biomass and resource interception, constant relative heights of crop and associated plant, constant pest damage and regulation rates. This approach aimed at limiting the number of varying parameters and variables to provide simpler and clearer interpretations of modeling outputs while staying representative of real conditions, such as perennial systems or systems with regenerating ground plant cover under tropical conditions.

### I.2.3. Quantifying pest regulation service that would compensate for competition in diversified agroecosystems

From a general point of view, our objective was to simulate crop yield under a set of growth situations determined by resources' availability, resources' interception by an associated plant and leaf and root pest damage (both resulting from the product of pest damage rate and pest regulation rate). We simulated all the possible combinations of variable values, as in a sensitivity analysis design, and then studied the combination of input and output variables to explore the relationship between yields, competition for resources and pest regulation.

More precisely, we first propose a generic procedure to quantify the minimal pest regulation effort (MPRE) required to compensate for yield losses in plant-diversified agroecosystems, as depending on resource competition and availability. The reference scenario against which the yield (bunch weight) and pest regulation rates of the diversification scenarios were compared was a banana monoculture in which pest regulation rates  $\tau_{rootRef}$  and  $\tau_{leafRef}$  were set at 0.2. The yield of this reference scenario,  $Y_{ref}$ , was simulated along a gradient of nitrogen mineralization rate,  $Nmin$ , while radiation was set at a median level. Crop yield of each diversification scenario (bunch weight) was also simulated along the  $Nmin$  gradient with a median radiation level and for all combinations of values of  $\tau_{root}$  and  $\tau_{leaf}$  ranging from 0 when regulation was nil to 1 when regulation was complete. For a diversification scenario and resource level, we selected the combinations of  $\tau_{leaf}$  and  $\tau_{root}$  values that allowed crop yield to be greater or equal to  $Y_{ref}$ . In such situations, pest regulation rates induced yield gains that fully compensated for the yield losses due to competition. We calculated the Euclidean distance  $D$  between each selected combination and the

combination of pest regulation rates of the reference scenario (Fig. 2A). We considered the minimal  $D$  value,  $D_{min}$ , to be the MPRE required to compensate for yield losses due to competition (Fig. 2B).  $\Delta_{root}$ , the difference between  $\tau_{rootRef}$  and  $\tau_{root}$ , and  $\Delta_{leaf}$ , the difference between  $\tau_{leafRef}$  and  $\tau_{leaf}$ , represented the root and leaf pest regulation efforts corresponding to the MPRE, respectively. We repeated this procedure along a gradient of light radiation,  $G_{Rad}$ .



**Figure 2.** Calculation of the minimal pest regulation effort (MPRE) needed to attain the monoculture yield,  $Y_{ref}$ . The procedure was repeated for each diversification scenario in each resource context. In each case, the yield of the diversification scenario and  $Y_{ref}$  against which it was compared were resulting from the same resource context. **(A)** Black dots represented all the combinations of leaf and root pest regulation rates,  $\tau_{leaf}$  and  $\tau_{root}$  respectively, enabling the attainment of or exceeding of  $Y_{ref}$ . The black star corresponded to the leaf and root pest regulation rates applied to the monoculture scenario,  $\tau_{leafRef}$  and  $\tau_{rootRef}$  respectively. Euclidean distances  $D$  between each black dot and the black star were calculated. **(B)** The minimal  $D$  value,  $D_{min}$ , was considered to be the MPRE.  $\Delta_{leaf}$  and  $\Delta_{root}$  are the values of leaf and root pest regulation efforts required to attain  $Y_{ref}$  corresponding to  $D_{min}$ .

#### 1.2.4. Sensitivity of crop yield to pest regulation in diversified agroecosystems

To broaden our analysis, we determined a series of production goals ranging from 0 to 45 kg bunch weight plant<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> and we explored the sensitivity of the yield to pest regulation under three contrasted levels of resource availability (low, intermediate, and high) and for each scenario of diversification. For each diversification scenario and resource level, we plotted one isocline per production goal corresponding to

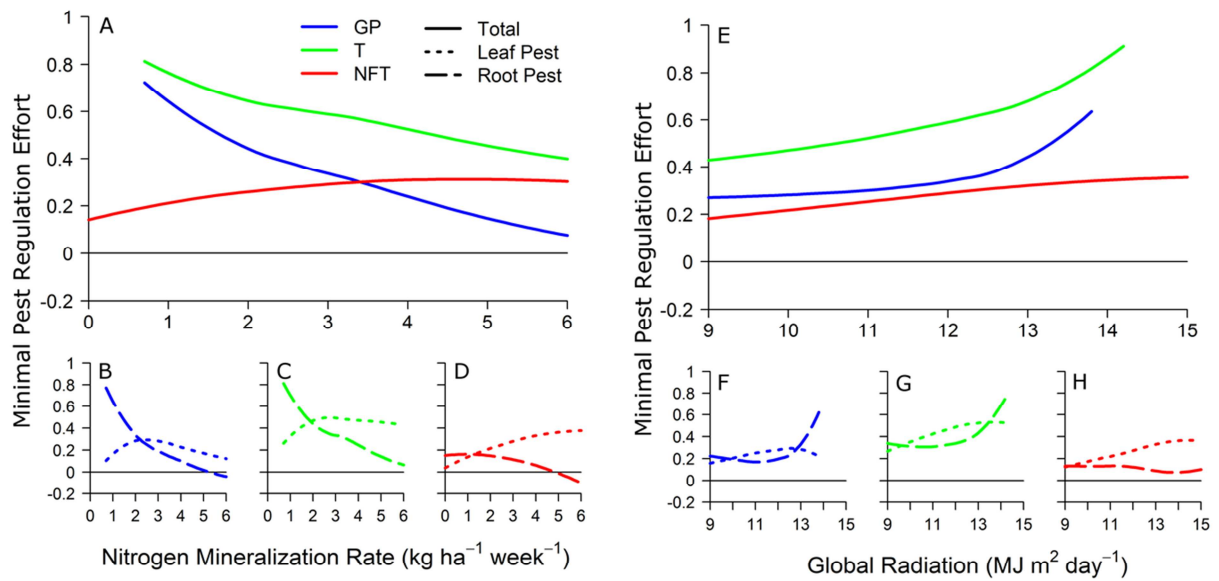
pairs of root and leaf pest regulation rates that allowed the attainment of the production goal. The procedure was reproduced for radiation and nitrogen resources.

### I.3. Results

#### I.3.1. Quantifying pest regulation service that would compensate for competition in diversified agroecosystems

Figure 3A shows the MPRE needed to attain  $Y_{ref}$  as a function of  $Nmin$  for three diversification scenarios involving associated plants with different profiles of resource interception: a ground plant (GP), a tree (T) and a leguminous tree (NFT). For GP and T scenarios,  $Y_{ref}$  was impossible to achieve for the lowest  $Nmin$  values, and the overall MPRE decreased as  $Nmin$  increased. For low  $Nmin$  values, this decrease was related to the strong decrease of root pest regulation effort, which exceeded the increase in leaf pest regulation effort (Fig. 3B and 3C). For higher  $Nmin$  values, regulation efforts of both pests decreased. Inversely, for the NFT scenario, MPRE increased along the  $Nmin$  gradient, which was entirely related to the increase in leaf pest regulation effort (Fig. 3D) whereas root pest regulation effort decreased. MPRE was minimal for NFT at low to intermediate  $Nmin$  values but was minimal for GP at higher  $Nmin$  values. MPRE was always positive but the root pest regulation was negative for the highest  $Nmin$  values in GP and NFT.

MPRE increased with incident radiation,  $G_{Rad}$ , in all diversification scenarios (Fig. 3E). It was always lower for NFT than for the other two scenarios. From low to intermediate  $G_{Rad}$  values, MPRE increased slightly in T and NFT and even more slightly in GP due to an increase in leaf pest regulation effort. Above intermediate  $G_{Rad}$  values, MPRE increased more in T and GP. This abrupt increase was related to increased root pest regulation effort whereas leaf pest regulation effort decreased (Fig. 3F and 3G). Although MPRE had the same pattern in GP and T, it was lower in GP than in T. For the highest range of  $G_{Rad}$  values,  $Y_{ref}$  was not attainable in GP and T even with complete pest regulation (Fig. 3E). In NFT, MPRE increased constantly along the entire radiation gradient. In this scenario, the increase of MPRE mainly resulted from increased leaf pest regulation effort (Fig. 3H). Pest regulation efforts were always positive.



**Figure 3.** Minimal pest regulation effort (MPRE) needed to compensate for yield losses due to competition. MPRE is computed for three diversification scenarios: when a ground plant (GP), a tree (T), or a nitrogen-fixing tree (NFT) is introduced as an associated plant, and along a gradient of nitrogen mineralization rate (**A**) and a gradient of radiation (**E**). The regulation effort required for leaf pest and root pest is plotted using dotted lines and dashed lines, respectively, for the three diversification scenarios and for the nitrogen mineralization rate gradient (**B**, **C**, **D**) and the radiation gradient (**F**, **G**, **H**).

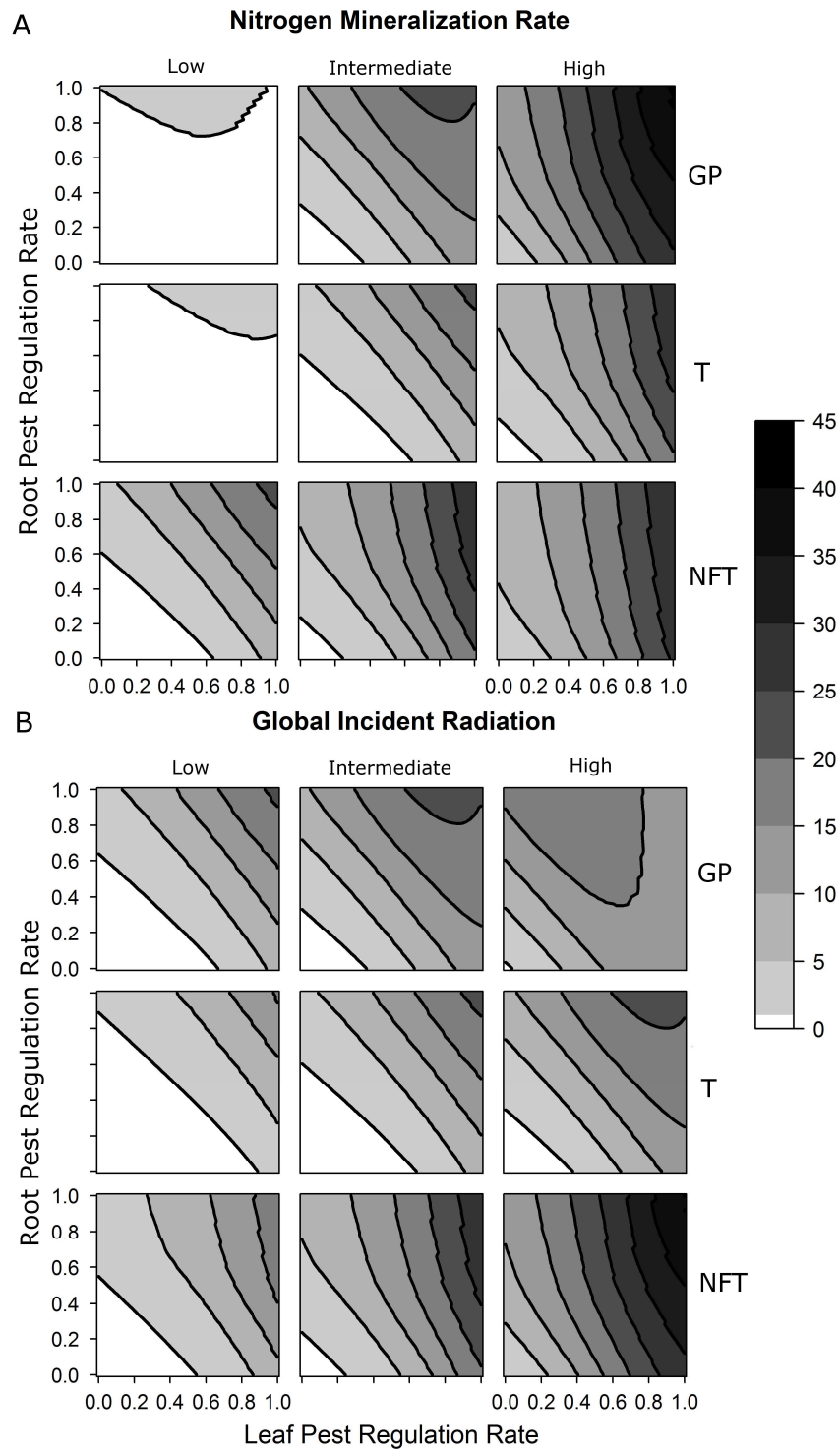
### I.3.2. Sensitivity of crop yield to pest regulation in diversified agroecosystems

In a given context, different combinations of pest regulation rates may lead to the same production goal (Fig. 4A and 4B). In most cases, it was impossible to simultaneously minimize regulation rates for leaf and root pests. Negative slopes of isoclines indicated that if one pest regulation rate decreased, the production goal could be maintained by an increase in the other pest regulation rate. The steepness of the slope of the production isoclines demonstrated the relative importance of leaf and root pest regulation and the relative sensitivity of yield to both rates. Steeper slopes suggested that the yield was more sensitive to regulation of leaf pests than root pests. The distance between the production isoclines provided insight on the sensitivity of the yield to overall pest regulation.

In all scenarios, the steepness of the isoclines increased with nitrogen mineralization rate, indicating a reinforcement of the relatively higher sensitivity of yield to leaf pest regulation as nitrogen availability increased (Fig. 4A). Under a low nitrogen

mineralization rate for GP and T and under an intermediate nitrogen mineralization rate for GP only, isoclines were concave for the highest attainable production goals, indicating that above a given leaf pest regulation rate, high production goals were maintained because of a joint increase in both pest regulation rates. For all scenarios, the highest production goal attainable increased with the nitrogen mineralization rate. With low and intermediate nitrogen mineralization rates, the highest production goals were attained in NFT. With a high nitrogen mineralization rate, the highest production goals were attained in GP. GP and T performed similarly in terms of highest attainable production goal across nitrogen mineralization rates, but pest regulation rates were always higher in the T scenario for a given production goal under a given nitrogen mineralization rate.

Because the steepness of the isoclines was constant and almost equal to -1, crop yield was constantly and equally sensitive to root and leaf pest regulation in GP and T regardless of radiation level. In NFT, isoclines steepness was always higher than in the other scenarios and slightly increased with radiation level suggesting that the higher sensitivity of yield to leaf pest regulation was reinforced as radiation availability increased (Fig. 4B). Under a high radiation level in GP and T and under an intermediate radiation level in GP only, the isoclines of the highest production goals were concave, indicating that above a given leaf pest regulation rate, production goals were maintained because of a joint increase in both pest regulation rates. Generally, the overall pest regulation required to attain a given production goal decreased as the radiation level increased. For a given level of radiation, the pest regulation rates corresponding to a given production goal were always highest in T. GP and T performed almost identically in terms of the pest regulation rates required to attain the highest production goals, and NFT always allowed the attainment of higher production goals than the two other scenarios.



**Figure 4.** Isoclines of leaf and root pest regulation rates to attain production goals in associations. Pest regulation rates allow compensating for yield losses due to the association of the crop with plant having different profile of competition for resources: a ground plant (GP), a tree (T), or a nitrogen-fixing tree (NFT). They are reported for low, intermediate, and high nitrogen mineralization rates combined to intermediate radiation level (**A**) and for low, intermediate and high radiation levels combined to intermediate nitrogen mineralization rate (**B**). The scale on the right describes production goals expressed in kg plant<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>.

## I.4. Discussion

The combination of very low fertility and a non-leguminous associated plant may lead to early and strong nitrogen stress because of additive effects of nitrogen deficiency and competition. In such situations, the crop never attains the monoculture yield even with complete pest regulation. With low fertility, however, an associated leguminous tree leads to relatively high crop yields for relatively low pest regulation rates. Consistent with the concept of niche differentiation (MacArthur and Levins 1967), the drastically lower root pest regulation rate required with a leguminous tree indicated that complementarity in profiles of nitrogen capture between the associated plant and the crop results in reduced competition for nitrogen. This phenomenon has been reported in many intercropping systems involving legumes (Brooker et al. 2015). In addition to complementary nitrogen use, trees may induce facilitation in nitrogen-poor environments by improving radiation regulation and the nutrient status of the understory crop (Isaac et al. 2007b). Facilitation based on a reduction in resource disparity has been confirmed to enhance resource use efficiency and crop performance (Garcia-Barros and Ong 2004). In nitrogen-poor environments, complementarity or facilitation between plants may limit the need for pest regulation service provision. As fertility improves, however, the effect of competition for nitrogen on yield decreases, and the advantage of a leguminous vs. a non-leguminous associated plant declines. When fertility is high, high leaf pest regulation or non-shading conditions are required to boost radiation conversion in order to support the high crop growth potential provided by nitrogen. These results confirm the prediction that, in agroforests, the benefit of soil fertility improvement through mulch, or avoided competition in the case of the leguminous tree, is greater with low than with high fertility where the negative effects of shading dominate (van Noordwijk 1996).

Regardless of the profile of resource interception of the associated plant, the increase in radiation availability results in a counter-intuitive requirement for higher pest regulation. With a leguminous tree where only radiation conversion limits growth, pest regulation increases slightly and is exclusively related to leaf pest regulation. With a non-leguminous associated plant, there is a threshold in the balance between both resources that induces a shift in pest regulation requirements. Below this

threshold, although the root pest regulation effort also contributes importantly to overall pest regulation requirements, the increase in pest regulation is related to leaf pest in order to limit the nitrogen stress reinforcement induced by growing radiation conversion. Above the threshold, the increase in radiation reverses the balance between resources and induces a drastic demand for root pest regulation. The leguminous tree minimizes pest regulation requirements regardless of the level of radiation because shading limits radiation conversion and because competition for nitrogen is absent. In the other scenarios, the benefit of higher radiation conversion allowed by higher radiation availability is outweighed by its negative effect on crop growth because of increased nitrogen stress due to higher crop nitrogen demand. This result confirms the findings of Isaac et al. (2007b), who suggested that the benefits of radiation reduction could be canceled when the shading tree competes for soil resources.

Given a particular level of resource availability and a particular associated plant profile, various combinations of the regulation rate of the two pests can lead to the attainment of targeted production goals. In most cases, the regulation of one pest may compensate for damage from the other. It means that, generally, the productivity of diversified agroecosystems can be optimized through vegetation characteristics providing either a strong control of one of the two pests or a medium control of both pests. However, when nitrogen availability is poor relative to radiation and when the production goal is high, both pest regulation rates are positively correlated and no longer compensate for each other. Instead, increased leaf pest regulation improves crop radiation conversion to the point where nitrogen may become limiting and this amplification of the disparity in resource supplies combined to a high production goal leads to an increase of the need for root pest regulation. Although our interest is in ecological pest regulation, these results may already be of particular importance to limit superfluous costs and pollution related to chemical or mechanical pest regulation. When nitrogen is non-limiting, the range in pest regulation rates that allowed the attainment of a given production goal is high and narrow for the leaf pest while it could range from 0 to 1 for the root pest. This indicates that, when nitrogen is less limiting than radiation, crop yield is more sensitive to leaf pest than to root pest regulation and that radiation conversion limitation prevails in yield losses. Moreover, in such conditions, high levels of leaf pest regulation but reduced levels of root pest



regulation are required to attain yield equivalent to the monoculture. In contrast, when nitrogen is the most limiting factor, yield losses are compensated for by a high root pest regulation rate along with a low leaf pest regulation rate that also contributes in reducing crop demand for nitrogen and therefore nitrogen stress. Consequently, the relative sensitivity of crop yield to leaf or root pest regulation depends on the magnitude and direction of resource imbalance. Depending on resource conditions, improving yield of diversified agroecosystems will be easier by increasing regulation rate of one of the two pests preferentially.

Pest regulation requirements were highly dependent on the profile of resource interception of the plant and resources' availability. We showed that pest regulation and the magnitude of competition between plants interact in determining the balance between nitrogen and radiation uptake by the crop. Incorporating resource gradients in our study allowed us to detect and quantify the strong dependency of crop-plant-pest interactions on resource balance. Our findings suggest that productivity of diversified agroecosystems relative to monocultures should be optimized by assembling plants whose characteristics balance crop resource acquisition. This conclusion is consistent with Schroth et al. (2000), who suggested that diversified agroecosystems should be designed to reduce the disparity in resource supply and crop stress. Similarly to growth stimulation that favors the organ that captures the most-limiting resource (Bloom et al. 1985), we found that pest regulation was most beneficial when it protected the organ that captures the most-limiting resource. Under some resource conditions, however, pest regulation should not only consist of reducing damage to organs involved in most-limiting resource acquisition but also in leaving damage to organs involved in non-limiting resource acquisition.

Explicit simulation process-based models were recently used to assess the effect of diversity on the stability and productivity of forests (Morin et al. 2014) and to assess the effect of outbreak severity on tree biomass while considering various pest damage pathways (Dietze and Matthes 2014). The theoretical knowledge from our study demonstrates the value of such process-based integrative tools and contributes to a process-based understanding of the general relationship between ecosystem diversity and function. Turnbull et al. (2013) and related studies have focused on within-trophic level interactions to explain the effect of diversity on ecosystem functioning, with an emphasis on coexistence and productivity in plant communities.

They demonstrated that the difference in productivity between a mixture and equivalent monocultures, the “net biodiversity effect”, results from selection and complementarity effects (Loreau and Hector 2001) that depend on fitness and niche interspecific differences, respectively (Turnbull et al. 2013). Although we provide a more static representation of the plant community (we assumed a stable community and no fitness difference between the crop and the associated plant), our framework was nevertheless able to reproduce community-level interactions. For instance, the impossibility of achieving the yield of the monoculture when introducing an associated plant in some circumstances in our study reflects competitive exclusion. Most importantly, our results show that pest regulation may mitigate the effect of competition for resources between plants on crop yield, particularly in resource-limited environments. We suggest that the role of indirect plant-plant interactions involving multiple trophic levels or abiotic factors, such as pest regulation, should be integrated into frameworks that attempt to explain ecological community outcomes.

Our simple, process-based approach relied on the hybridization of a validated crop model with functional profiles of pests and associated plants. Functional profiles of plants have been shown to accurately describe resource partitioning and aboveground biomass production in complex agroecosystems (Collalti et al. 2014; Damour et al. 2014; Roscher et al. 2012). We also used pest functional groups depending on the crop organ affected, as has been successfully done by previous authors (Dietze and Matthes 2014; Willocquet et al. 2002). Because of its hybrid structure, our model embraces the complexity of diversified agroecosystems and bridges the gap between process-based and functional-trait approaches. In addition, the functional traits used to describe competition between plants may also be involved in pest regulation. For instance, height, which is useful to characterize radiation competition in a plant community (Kunstler et al. 2016), is related to the ability of plants to control pests (Damour et al. 2014; Schroth et al. 2000). Our approach could easily be adapted into a model including explicit ecological pest regulation pathways relying on vegetation characteristics. More generally, although our study focuses on archetypal situations, the generic and adaptable structure of our model should make it useful for application to a wide range of agroecosystems involving a wide range of pests.

In conclusion, our study provides generic rules for vegetation assemblages that may contribute to the implementation of agroecosystem diversification. It promotes the development of integrative approaches and tools to elucidate the complex interactions between plants, pests and resources ruling the outcome of diversified agroecosystems. Moreover, our findings suggest that ecological theory concerning plant communities should be expanded to include indirect interactions between plants that may interfere with resource use and fitness of plant species, such as those involving pest regulations. Ultimately, the knowledge and approach presented here may be of valuable support to develop policies or diversified cropping system designs promoting multiple ecosystem services.

### I.5. Acknowledgments

This work was supported by CIRAD and was funded by the Project ‘Use of the biodiversity of Martinique to improve the functioning of agro-ecosystems’ from E.U. FEDER (grant PRESAGE no. 33157).

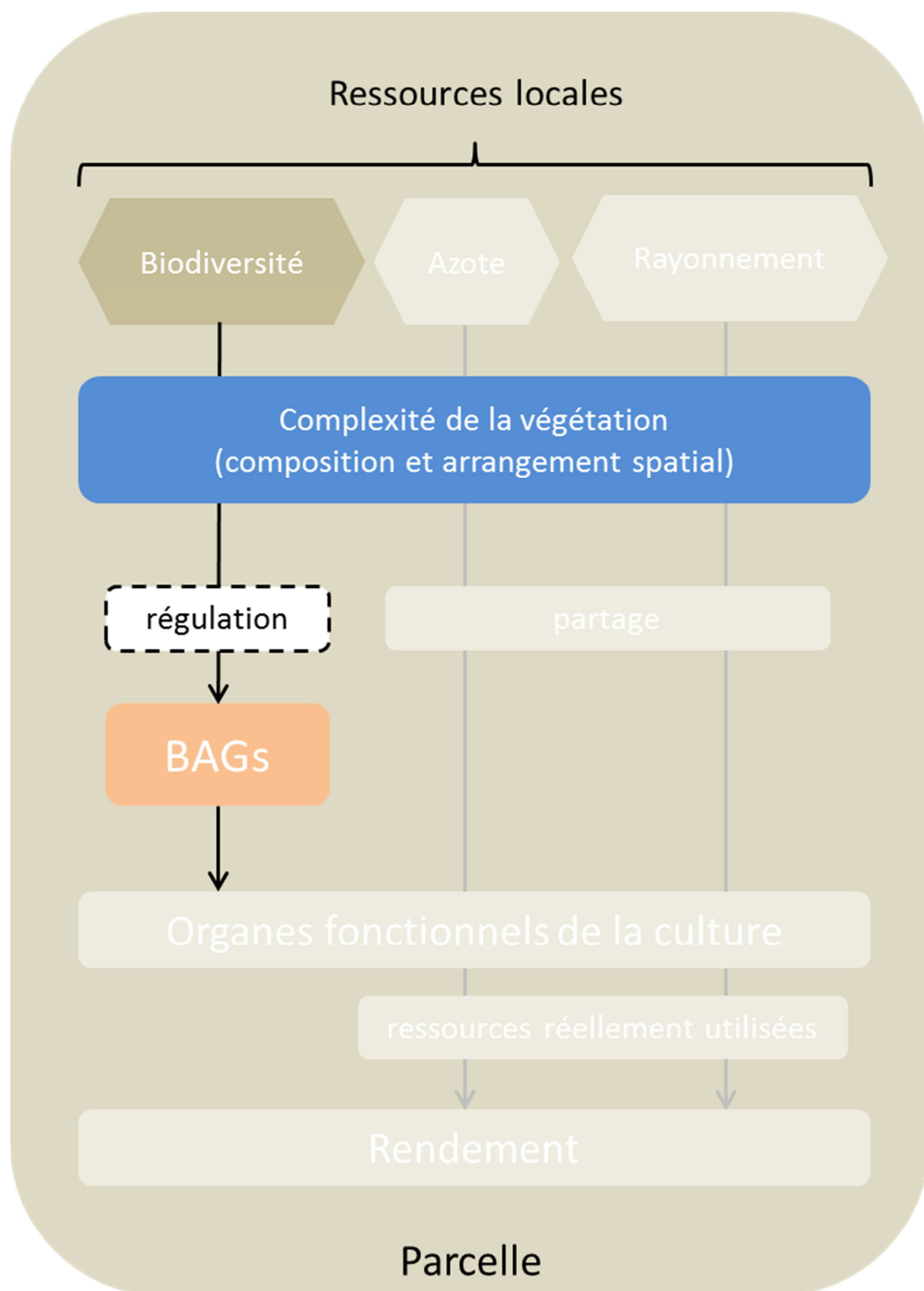
### I.6. Supplementary Materials

Voir Annexes I.



## Chapitre 4 – Quantification des services de régulation et mise en évidence des mécanismes de régulation de trois BAG du bananier

Ce chapitre regroupe trois articles, chacun traitant des liens entre complexité de la végétation et régulation d'un des trois BAG du bananier étudiés. Dans chaque cas, l'objectif est d'identifier les caractéristiques de la complexité de la végétation qui permettent d'expliquer les niveaux d'abondance et de dégâts des BAG (nématodes et charançon) ou la sévérité de différentes phases du cycle infectieux (cercosporiose noire). Dans les cas des nématodes et du charançon, je me suis particulièrement intéressé au rôle des ennemis naturels et des relations trophiques et/ou antagonistes dans les régulations. Dans chacun des cas, les interactions entre les composants du système ont été étudiées à l'aide d'un réseau d'équations structurelles. Les résultats ont été discutés à la lumière de la littérature pour proposer des explications détaillées des mécanismes impliqués dans les régulations. Enfin, sur la base des mécanismes de régulation identifiés, les articles concluent sur des recommandations pratiques en termes de gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle permettant de favoriser les régulations des BAG.



# I. Does plant richness alter multitrophic soil food web and promote plant-parasitic nematode regulation in banana agroecosystems?

## Authors

Charlotte Poeydebat<sup>a</sup>, Christian Chabrier<sup>b</sup>, Dominique Carval<sup>a</sup>, Luc de Lapeyre de Bellaire<sup>b</sup>, Randall Vargas<sup>c</sup>, Marie-Odette Daribo<sup>a</sup>, Philippe Tixier<sup>b,d</sup>

## Authors' affiliations

<sup>a</sup> CIRAD, CAEC, Petit Morne, BP 214, 97285 Le Lamentin cedex 2, Martinique, France

<sup>b</sup> CIRAD, UPR 26 GECO, TA B-26/PS4, Boulevard de la Lironde, 34398, Montpellier Cedex 5, France

<sup>c</sup> CORBANA, Dirección de Investigaciones Apdo 390-7210, Guápiles, Costa Rica

<sup>d</sup> CATIE, Departamento de Agricultura y Agroforestería, 7170, Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica

**Keywords:** associational susceptibility, predation, generalist pest, structural equation modeling, phytometer

**Abstract.** Agroecosystem plant diversification at the field scale has been shown to enhance ecological pest regulation. We explored the effects of plant community composition and soil properties on the soil nematode community, with a particular interest in the regulation of banana plant-parasitic nematodes (PPN). We monitored banana phytometers (Cavendish Grande Naine cultivar) in 85 plots distributed along a plant richness gradient. Plant community composition, soil properties, abundance of bacterivorous, fungivorous and proportion of predaceous soil free-living nematodes, and abundance and damage of PPN (*Radopholus similis*, *Pratylenchus coffeae*, *Helicotylenchus multicinctus*, and *Meloidogyne* spp.) in phytometer roots were measured. We used structural equation modeling to investigate ecological processes leading to PPN regulation. Low-stratum plant species richness, but not high-stratum, was positively related to microbivore nematode abundances, supposedly because it promoted qualitative diversity of organic inputs and micro-climatic effects supporting more soil microorganisms. Musa genotype and low-stratum plant species richness induced associational susceptibility because of differential susceptibility of Musa genotypes to PPN and because of polyphagia of PPN spreading outside the Musa family, respectively. We found no regulation of PPN by predaceous nematodes, probably because food web complexity prevented trophic cascades from propagating. Ultimately, fungivorous nematode abundance was negatively related to PPN abundance, suggesting apparent competition or increased regulation by antagonistic fungi. Our results suggest that, when facing generalist pests, cropped plant communities should be diversified to promote pest regulation but must be carefully assembled to limit pest susceptibility heterogeneity among crop genotypes and to exclude alternative host plant species.

## I.1. Introduction

According to the “resource concentration hypothesis” (Root 1973), monocultures are prone to pest and disease infestation. Since the 1990’s, agroecosystem plant diversification is increasingly considered a promising way to restore positive interactions among plants and promote ecological pest regulation (Altieri 1999; Malézieux et al. 2009; Tscharntke et al. 2012; Leakey 2014; Isbell 2015). Meta-analyses have shown that field-scale agroecosystem plant diversification might be associated with regulation of diverse pests (Quijas, Schmid & Balvanera 2010; Letourneau et al. 2011; Boudreau 2013; Dassou & Tixier 2016), including plant-parasitic nematodes (PPN). In some cases, however, plant diversification may favor pests (Schroth et al. 2000; Norris & Kogan 2005) leading to increased damage (Quijas, Schmid & Balvanera 2010; Letourneau et al. 2011).

Plant diversification can have positive, negative or neutral effect on PPN abundance in agroecosystems (Boudreau 2013). Several studies have demonstrated that the effect of primary resource diversification on the soil food web depends on the identity of the plants and is more likely attributable to the complementarity in resource quality than to an increase in total resource quantity (Wardle et al. 2003; de Deyn, Raaijmakers & Van Ruijven 2004; Djigal et al. 2012). In these studies, authors compared the soil food webs before and after an artificial change in vegetation during short experiments (from 8 to 28 months). Therefore, they rather assessed the effect of perturbations on nematode communities than the influence of plant diversity or richness on these communities in perennial cropping systems. A fortiori, nematodes belong to the belowground compartment of ecosystems, which presents inertia in responding to changes in the plant community (Korthals et al. 2001; Eisenhauer et al. 2010; Wardle & Jonsson 2014). Because of their direct dependence on plant resources, PPN are more responsive to changes in vegetation than nematodes belonging to other trophic groups (Korthals et al. 2001). Short-term studies may therefore observe transitive community states rather than the final consequence of plant diversification on the soil food webs and ultimately on PPN regulation.

Banana-based agroecosystems provide a good model to study the effect of plant community diversity on the soil food web and the regulation of PPN since bananas are grown as semi-perennial or perennial crop under wide ranges of plant community



structure and composition. Among the most damaging pests in banana agroecosystems are the PPN (Gowen, Quénéhervé & Fogain 2005) which reduce yields by disrupting soil resource uptake and by causing banana plants to topple (Quénéhervé 2008). Banana roots are attacked by various PPN species presenting different parasitic modes (Gowen, Quénéhervé & Fogain 2005; Quénéhervé 2008). The main banana PPN are the migratory and strict endoparasites *Radopholus similis* and *Pratylenchus coffeae* which perform their entire cycle within the central cylinder of the roots (Gowen, Quénéhervé & Fogain 2005), the migratory semi-endoparasite *Helicotylenchus multicinctus* which is confined to the cortical cells of the roots (Orion et al. 1999), and the sedentary endoparasite *Meloidogyne* genus, in which females form root knots before releasing juveniles in the soil. In export banana production, nematicides have been widely used to control PPN resulting in 5 to 267% yield increases (Quénéhervé 2008). However, nematicides represent a threat to human health and the environment (Matthews 2006), and their efficiency may decrease with repeated application (Moens et al. 2004). In French West Indies, nematicides have led to water, soil and reef pollutions (Bocquené & Franco 2005; Cabidoche et al. 2009) with consequences on human health and ecosystem functioning. To control PPN more sustainably, growers may adopt cultural practices to interrupt PPN population growth such as fallow or rotation with non-host crops and clean material replanting (Quénéhervé 1993). Unfortunately, these practices did not lead to economic and environmental benefits in all farm contexts (Blazy et al. 2009). Elsewhere, cultural practices relying on biodiversity, i.e. mixed crops or cultivars, the introduction of antagonistic or trap plants or the use of resistant cultivars, have emerged in subsistence agriculture where farmers cannot afford nematicides (Bridge 1996). Such field-scale spatial diversification practices have been reported to enhance PPN regulation for several crops but rarely for bananas.

In banana agroecosystems, the mixture of banana genotypes is likely to affect PPN abundances, as banana genotypes are more or less susceptible to PPN (Quénéhervé et al. 2009; Quénéhervé et al. 2011). The addition of cover crops has been showed to affect the abundance of multiple nematode trophic groups (Djigal et al. 2012). Moreover, the composition of the plant community may determine the quality and quantity of organic matter and interfere with the composition of the soil community (detritivore micro-organisms and nematodes) and affect PPN regulation

(Tabarant et al. 2011). Trophic links may be involved in the regulation of PPNs (Khan & Kim 2007; Holtkamp et al. 2008). Recent studies using molecular gut analysis confirmed that predaceous nematodes were feeding on PPN, especially when in contact with the rhizosphere, (Cabos et al. 2013; Wang et al. 2015). However, the efficacy of predaceous nematodes as biological control agent may depend on their abundance relatively to that of PPN, the length of their life cycle, their sensitivity to soil perturbations and their degree of specialization (Neher 2010). Antagonistic fungi trapping or feeding on PPN are also expected to play a role in PPN regulation (Siddiqui & Mahmood 1996; Dong & Zhang 2006; Mendoza & Sikora 2009).

In this study, we monitored multitrophic soil food webs including free-living and plant-parasitic nematodes in a gradient of plant species richness in farmers' banana fields established for more than two years. We used structural equation modelling to test for and understand the effects of plant richness (crop and non-crop) and soil properties on the soil food web, and ultimately on banana PPN regulation.

## I.2. Methods

### I.2.1. Study regions

We conducted a field study in the Lamentin Plain in the center of Martinique, French West Indies (14°28' – 14°40' N, 60°54' – 61°05' W) and in the Talamanca Reserve (9°00'– 9°50' N, 82°35' – 83°05' W) in southeastern Costa Rica. These two tropical, humid regions have similar pedo-climatic conditions and cover complementary ranges of agroecosystem plant diversity, ranging from intensive monoculture to highly diversified agroforestry. In the Lamentin Plain, bananas and plantains are mainly grown as a monoculture on bare soil or with a cover crop; fields eventually include spontaneous cover or marginal crops or trees (e.g., citrus trees, coconut trees, sugar cane). In the Talamanca Reserve, banana agroecosystems mainly consist of agroforestry systems varying in terms of plant community structure and composition, but including up to monocultures. Agroforestry systems may contain a mix of cultivars and include remnant forest trees, cultivated trees (e.g., cocoa trees), medicinal plants, ground crops (e.g. taro, cassava) and weeds. The mean annual temperature measured within our sampling zone during the study was  $26.7 \pm 0.4$  °C in Martinique

and  $24.8 \pm 0.3$  °C in Costa Rica. The mean annual rainfall ranges from 1500 to 2500 mm from south to north on the Lamentin Plain (Duyck et al. 2012) and is about 3500 mm in the Talamanca Reserve (Deheuvels et al. 2012). Soils are alluvial soils or Ferrisols (Colmet-Daage & Lagache 1965; Winowiecki 2008).

### I.2.2. Phytometers

We monitored a network of 85 twenty-meters diameter circular plots (29 plots in Martinique and 56 plots in Costa Rica) distributed in 9 heterogeneous banana-based farmers' fields. All fields were established for at least 2 years at the beginning of the experiment. Fields and plot locations were selected a priori to cover a wide range of plant species richness situations. We installed one in vitro-propagated banana plant (Musa AAA, Cavendish subgroup, Grande Naine cultivar) in the center of each plot as a phytometer (Fig. S1 in supplementary material). The phytometers are standardized plants (genetically similar) initially free of nematodes and experimentally transplanted in contrasted situations to assess responses to environmental variables (Dietrich, Nilsson & Jansson 2013). Each phytometer was placed 1.5 m distant from an existing banana plant. Within one field, adjacent phytometers were at least 20 m apart so that two adjacent plots never overlapped. The study began in July 2014 and ended in January 2016. No chemical control of nematodes or soil perturbation occurred in any of the fields during the study. In each plot, we evaluated the abiotic properties of the soil, plant richness, Musa abundance and richness, abundance of free-living nematodes in the soil according to trophic group, PPN abundance in the phytometer roots and damage caused to the phytometer roots.

### I.2.3. Plant community

Plant species richness is commonly used as an indicator of ecosystem plant biodiversity (Letourneau et al. 2011;; Soliveres et al. 2016). Within each plot, we subdivided the plant community into a low stratum (plant height at top of the crown <1.5 m) and a high stratum (plant height at top of the crown  $\geq 1.5$  m) to account for differential effects related to differences in plant traits such as root depth and growth dynamics. Plant species richness of the high stratum was calculated as the number of plant species present in the plot after identification of each plant to species level. We evaluated the species richness of plants smaller than 1.5 m high along four

transects of 10 meters, going from the phytometer to the border of the plot and oriented toward the four cardinal points (Fig. S1). For each transect, we counted the number of plant species encountered along the transect within a 20-cm wide strip. Plant species richness of the low stratum was obtained by averaging the four species richness values. Plants were identified using recent literature (Gargiullo et al., 2008; Rohwer 2012) and/or according to expert, local and traditional knowledge (Cook et al. 2014). When a species was not identifiable, a morphospecies was assigned to the individual on the basis of morphological specificities, to allow for richness calculation. Musa genotype richness was assessed separately because of the particular role of this plant family in the life cycle of banana PPN (Gowen, Quénehervé & Fogain 2005). We tested for potential correlation between total plant richness (sum of low- and high-stratum plant species richness) and Musa abundance, and between total plant species richness and nematode community SI and MI using linear regression.

#### I.2.4. Soil properties and free-living nematode

Soil samples were collected in September 2015 in Martinique and in August 2015 in Costa Rica. For each plot, six soil samples were taken within an area of 50-cm radius around the phytometer (Fig. S1 in supplementary material) and from 0 to 30 cm depth, and then mixed to form one composite sample per plot. Composite soil samples were divided in two subsamples; one 50-g subsample was used for soil analyses, and another 300-g subsample was used to assess the abundance of three trophic groups of free-living nematodes. Soil humidity, soil organic matter content and soil C:N ratio were analyzed by the Laboratory of Soil Analyses US 49, CIRAD (France). Soil free-living nematodes were extracted from the composite soil subsamples by elutriation (Seinhorst 1962) and then the extracted material was passed through modified Baermann funnels (Whitehead & Hemming 1965). Nematodes were subsequently fixed, identified to family or genus, and counted using a binocular x50 optical microscope. According to their taxa, nematodes were assigned to one of the following trophic groups: bacterivorous, fungivorous or predaceous (omnivorous and strictly carnivorous), and the abundance of each trophic group was assessed. For further analysis, we calculated the proportion of predaceous nematodes in the soil nematode community as this metric was expected

to better relate to soil suppressiveness, i.e. PPN regulation (Sánchez-Moreno & Ferris 2007). Free-living nematodes were also classified into five c-p (colonizer-persister) groups in order to calculate the maturity index (MI) (Bongers 1990) and the structure index (SI) (Ferris, Bongers & De Goede 2001) of the community. MI and SI range from 1 to 5 and from 0 to 100 and increase with environmental stability and food web complexity, respectively. Since free-living fungivorous and bacterivorous nematodes have been proven to be good proxies for soil fungi and bacteria, respectively (Ferris, Bongers & De Goede 2001; Neher 2001), we did not measured directly the abundance of soil fungi and bacteria.

#### I.2.5. PPN abundance and damage assessment

After flowering (or at the end of the experiment for phytometers that did not flowered), phytometer root samples were taken between 5 and 30 cm depth near the corm. The roots were longitudinally cut in two parts, and damage was evaluated by a single observer on a 0 (no damage) to 5 (complete damage) scale (Bridge et al. 1993). Damage assessment accounted for both the cortex and the central cylinder. The same root samples were used to assess the abundance of the four main PPN taxa, *R. similis*, *P. coffeae*, *H. multicinctus*, and *Meloidogyne* spp. Nematodes were extracted from banana roots following Araya-Vargas (2002). They were identified to species level and counted with a x50 stereomicroscope.

**Table 1.** Summary of the sub-models composing the overall structural equation model. LSPR : low-stratum plant species richness ; HSPR : high-stratum plant species richness ; SH : soil humidity ; SOM : soil organic matter (%) ; SCN : soil C:N ratio ; MA : Musa abundance ; MR : Musa richness ; BN : abundance of bacterivorous nematodes ; FN : abundance of fungivorous nematodes ; PN : proportion of predaceous nematodes ; Rsim : abundance of *Radopholus similis* ; Pcof : abundance of *Pratylenchus coffeae* ; Hmul : abundance of *Helicotylenchus multicinctus* ; Melo : abundance of *Meloidogyne*

#### SEM sub-models

Response variable	Explanatory variables
BN	$LSPR^1 + HSPR^1 + SH^2 + SOM^3 + SCN^4$
FN	$LSPR^1 + HSPR^1 + SH^2 + SOM^3 + SCN^4$
PN	$LSPR^1 + HSPR^1 + SH^2 + SOM^3 + SCN^4$
Rsim	$LSPR^5 + HSPR^5 + MA^6 + MR^7 + BN^8 + FN^8 + PN^9$
Pcof	$LSPR^5 + HSPR^5 + MA^6 + MR^7 + BN^8 + FN^8 + PN^9$
Hmul	$LSPR^5 + HSPR^5 + MA^6 + MR^7 + BN^8 + FN^8 + PN^9$
Melo	$LSPR^5 + HSPR^5 + MA^6 + MR^7 + BN^8 + FN^8 + PN^9$
RD	$Rsim^{10} + Pcof^{10} + Hmul^{10} + Melo^{10}$

#### SEM *a priori* hypotheses

- <sup>1</sup> Plant species richness affects the composition of the soil food web through effects on the quantity and the quality of basal resources and on soil properties.
- <sup>2</sup> Soil humidity affects the activity of soil organisms.
- <sup>3</sup> Soil organic matter content affects the activity of soil saprophytic microorganisms and the texture of the soil.
- <sup>4</sup> Soil C:N ratio determines the relative abundances of bacterivorous and fungivorous soil free-living nematodes.
- <sup>5</sup> Plant richness affects the abundance of banana plant-parasitic nematodes through effects on the quantity and quality of hosts.
- <sup>6</sup> Host abundance (or density) determines pest abundance by dilution effect.
- <sup>7</sup> Host genotype richness affects the level of pest inoculum and the abundance of pest observed on the phytometer.
- <sup>8</sup> The abundances of free-living bacterivorous and fungivorous nematodes are proxies for the abundances of soil bacteria and fungi, respectively ; Antagonistic bacteria or fungi (pathogen or predator) participates in banana PPN regulation.
- <sup>9</sup> Predaceous free-living nematodes feeds on banana PPNs.
- <sup>10</sup> PPNs cause root damage.

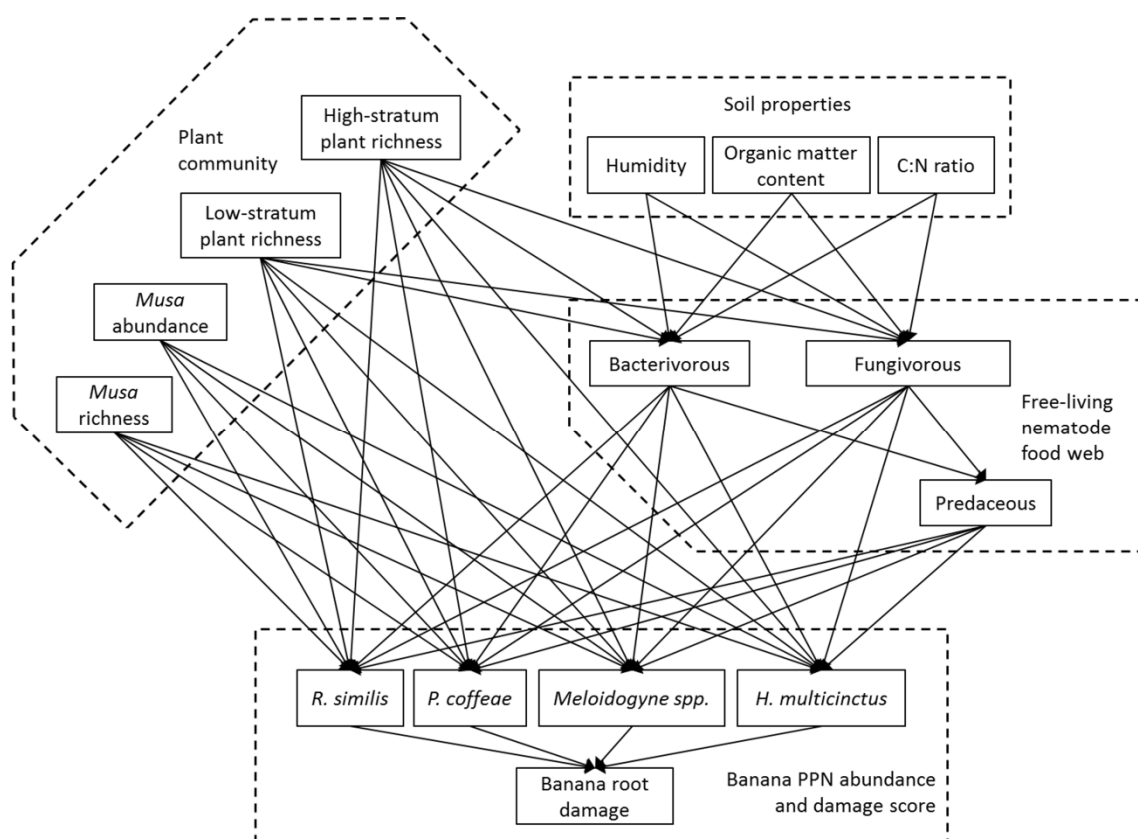
#### References

- Eisenhauer *et al.*, 2010 ; Djigal *et al.*, 2012 ; Lange *et al.*, 2014 ; Lange *et al.*, 2015  
 Schnürer *et al.*, 1986  
 Bongers & Bongers, 1998 ; van der Putten *et al.*, 2006 ; Tabarant *et al.*, 2011  
 Ferris & Matute, 2003  
 Duyck *et al.*, 2009  
 Root, 1973  
 Barbosa *et al.*, 2009 ; Quénéhervé *et al.*, 2009 ; Quénéhervé *et al.*, 2011  
 Ferris *et al.*, 2001 ; Neher, 2001 ; Siddiqui & Mahmood, 1996 ; Dong & Zang, 2006 ; Mendoza & Sikora, 2009  
 Khan & Kim, 2007 ; Holtkamp *et al.*, 2008 ; Cabos *et al.*, 2013  
 Gowen *et al.*, 2005 ; Quénéhervé, 2008

### I.2.6. Structural equation modelling

On the basis of the literature, we identified a priori probable hypotheses for the causal links among the variables describing the plant community, the properties of the soil, the abundances of the trophic groups of free-living nematodes, the abundances of the banana PPN taxa and the root damage. From these hypothetical links among the variables, we constituted a global path model composed of a set of 8 linear sub-models (Table 1, Fig. 1). According to response variable distributions, and following Bolker et al. (2009), we corrected the standard errors of all sub-models using quasi-Poisson generalized linear mixed models (GLMM) for each sub-model, except for the proportion of nematode predators for which we used a quasi-binomial linear mixed model. To address the non-independence of sampling between fields, we added field identity as a random intercept effect in all sub-models (Zuur et al. 2009). We used structural equation modelling (SEM) (Grace 2006) to realise a confirmatory test of our global path model and identify the significant relationships. Because the application of traditional SEM is restricted to normally distributed data, we used the *piecewiseSEM* R-package (Lefcheck 2016), which generalises the method to a larger range of distribution families. In the *piecewise SEM* approach, Shipley's tests of direct separation are used to test for missing paths and a Fisher's C statistic is calculated from the p-values of those tests (Shipley 2009). The confirmatory test of the global path model consists in running a chi-squared test on the C statistic. The global path model is considered to represent the data well when the p-value of this chi-squared test is superior to the significance threshold. In addition, the *piecewiseSEM* package provides a coefficient for each path.

All statistical analyses were performed with R 3.2.3 (R Development Core Team, 2015) and with an alpha level of 0.05.



**Figure 1.** Structural equation model. Path diagram of the overall structural equation model to be tested describing the links among plant community composition descriptors, soil properties, soil free-living nematode abundances or proportion and plant-parasitic nematode abundance and damage. Arrows represent tested relationships among variables. Dashed frames symbolize the different compartments.

**Table 2.** Total abundance of *Musa* genotypes encountered in the plots in each study region.

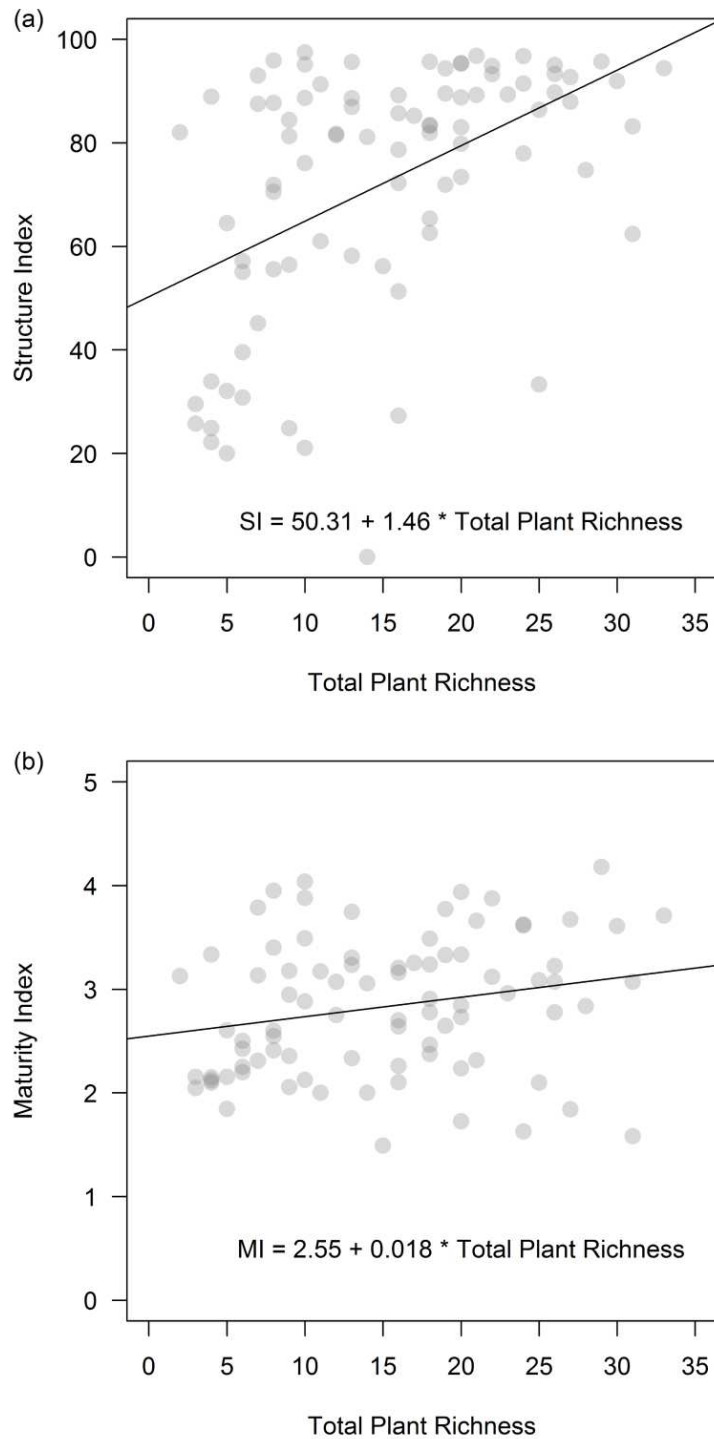
Study region	<i>Musa</i> genotype (group)	Nb. of plants
Talamanca Reserve, Costa Rica	Gros Michel (AAA)	1138
	Cavendish (AAA)	747
	Plantain (AAB)	606
	Quadrado (ABB)	197
	Lacatan (AAA)	76
	Fressinette (AA)	39
	Chopo Colorado (AAA)	27
	Chopo Blanco (AAA)	21
	Cocori	12
Lamentin Plain, Martinique	Cavendish (AAA)	2526
	Plantain (AAB)	363
	Figue pomme (AAB)	37
	Fressinette (AA)	5



### I.3. Results

Plots covered a wide range of plant species richness levels: plant richness ranged from 0.5 to 22.5 species in the low stratum, from 0 to 16 species in the high stratum, and from 0.5 to 32.25 when considering the sum of both strata. The list and abundances of *Musa* genotypes encountered in the plots during the experiment is presented in Table 2. Mean values of soil properties, plant community characteristics and nematode abundance, proportion or damage score are provided in Table 3. Most plots contained soil nematode communities with high SI values (Fig. 2a) and MI values comprised between 2 and 4 (Fig. 2b), indicating that the phytometers were located in moderately to little disturbed environments where food webs were mostly complex. Structural Index and MI were positively related to total plant species richness (Fig. 2a & b). We found that *Musa* abundance and total plant species richness were negatively correlated (Fig. S2 in supplementary material;  $p < 0.001$ ;  $R^2 = 0.24$ ).

Our structural equation model represented the data well (Fisher's test  $p = 0.819$ ) and 13 of the 44 relationships tested were significant (Fig. 3, Table S1). Soil humidity ( $p = 0.0130$ ) and low-stratum plant species richness ( $p = 0.0331$ ) significantly enhanced the abundance of bacterivorous nematodes while soil organic matter reduced the abundance of bacterivorous nematodes ( $p = 0.0209$ ). The abundance of fungivorous nematodes was significantly enhanced by low-stratum plant species richness ( $p < 0.0001$ ; Fig. 4a). The abundance of fungivorous nematodes had a significant and positive effect on the proportion of predaceous nematodes in the soil free-living nematode community ( $p = 0.0001$ ; Fig. 4b) whereas the abundance of bacterivorous nematodes had no effect on the proportion of predaceous nematodes ( $p = 0.4430$ ). Elsewhere, the abundance of bacterivorous nematodes directly enhanced the abundance of *Meloidogyne* spp. in the roots of the phytometers ( $p = 0.0008$ ). The abundance of fungivorous nematodes had a negative effect on the abundance of *H. multicinctus* ( $p = 0.0270$ ; Fig. 4c) and a positive effect on *P. coffeae* abundance ( $p = 0.0117$ ). Low-stratum plant species richness had a positive and significant effect on the abundance of *R. similis* ( $p = 0.0260$ ).



**Figure 2.** Nematode community indices. Relationships between total plant species richness and (a) structure (SI) and (b) maturity (MI) indices of the soil nematode community. Total plant richness corresponds to the sum of high- and low-stratum plant species richness. Each point represents the data from one plot.

**Table 3.** Mean and standard-deviation (sd) of the variables related to vegetation, soil, free-living nematodes and plant-parasitic nematodes measured in the plots.

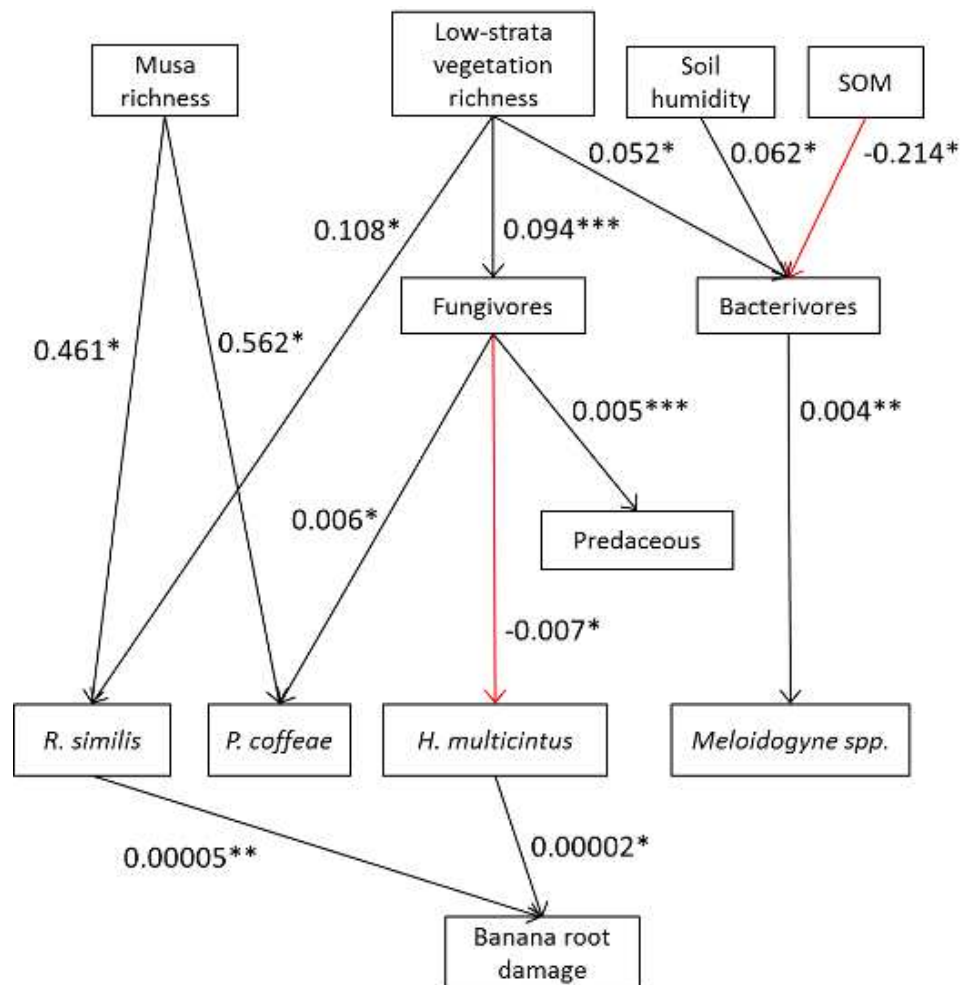
Variable group	Variable	Unit	Mean ( $\pm$ sd)
Vegetation*	<i>Musa</i> genotype richness	number of genotypes in the plot	2 $\pm$ 1
	<i>Musa</i> abundance	number of plants in the plot	45 $\pm$ 27
	Low-stratum plant richness (< 1.5 m)	number of species in the plot	10 $\pm$ 6
	High-stratum plant richness (> 1.5 m)	number of species in the plot	3 $\pm$ 3
Soil†	Soil organic matter	%	3.64 $\pm$ 1.51
	Soil C:N ratio		8.54 $\pm$ 1.30
	Soil humidity	%	33.61 $\pm$ 5.40
Soil free-living nematodes†	Fungivores	nb. of individuals per 100 g of dry soil	79 $\pm$ 85
	Bacterivores	nb. of individuals per 100 g of dry soil	89 $\pm$ 92
	Predators	% of individuals among the total abundance of soil free-living nematodes	5.96 $\pm$ 5.77
Banana plant-parasitic nematodes‡	<i>Radopholus similis</i>	nb. of individuals per 100 g of roots	3177 $\pm$ 5669
	<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	nb. of individuals per 100 g of roots	5288 $\pm$ 9122
	<i>Pratylenchus coffeae</i>	nb. of individuals per 100 g of roots	877 $\pm$ 1889
	<i>Meloidogyne</i> spp	nb. of individuals per 100 g of roots	543 $\pm$ 1163
	Banana root damages	score (1 to 5 scale)	0.63 $\pm$ 0.65

\* Vegetation was evaluated within 20-m diameter circular plots.

† Soil samples used to determine soil properties and free-living nematode community composition were taken within 50 cm from the phytometer.

‡ Phytometer root samples were used to determine the abundance and the damage of plant-parasitic nematodes.

*Musa* abundance did not significantly affect the abundance of any of the four banana PPN taxa ( $p = 0.3151, 0.3013, 0.7417, 0.1130$  for *R. similis*, *H. multicinctus*, *P. coffeae* and *Meloidogyne* spp., respectively). However, *Musa* genotype richness had direct, significant and positive bottom-up effect on the abundances of *R. similis* ( $p = 0.0137$ ) and *P. coffeae* ( $p = 0.0225$ ) but not on *H. multicinctus* and *Meloidogyne* spp. ( $p = 0.7296$  and  $0.3124$ , respectively). Phytometer root damage was significantly and positively related to the abundances of *R. similis* and *H. multicinctus* ( $p = 0.0001$  and  $p = 0.0348$ , respectively; Fig. 5) but was not related to the abundance of *P. coffeae* and of *Meloidogyne* spp. ( $p = 0.2890$  and  $0.3845$ , respectively).



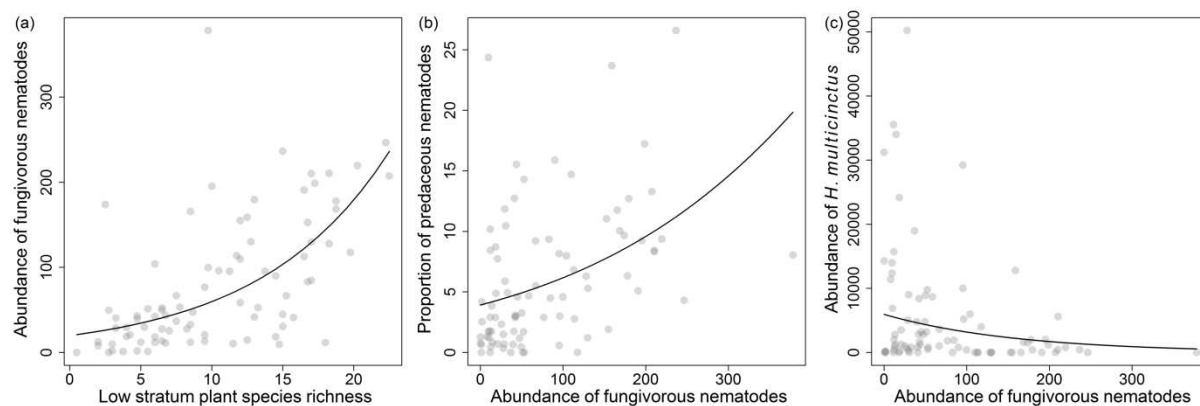
**Figure 3.** Validated structural equation model. Validated structural equation model off the relationships between plant community composition descriptors, soil properties, soil free-living nematode abundances or proportion and plant-parasitic nematode abundance and damage. Black and red arrows represent significant ( $p < 0.05$ ) positive and negative paths, respectively. Unstandardized path coefficients are indicated adjacent to the corresponding arrows. Stars symbolized the level of significance of the paths. Non-significant paths ( $P > 0.05$ ) are not shown (see Table S1 in supplementary saterial).

## I.4. Discussion

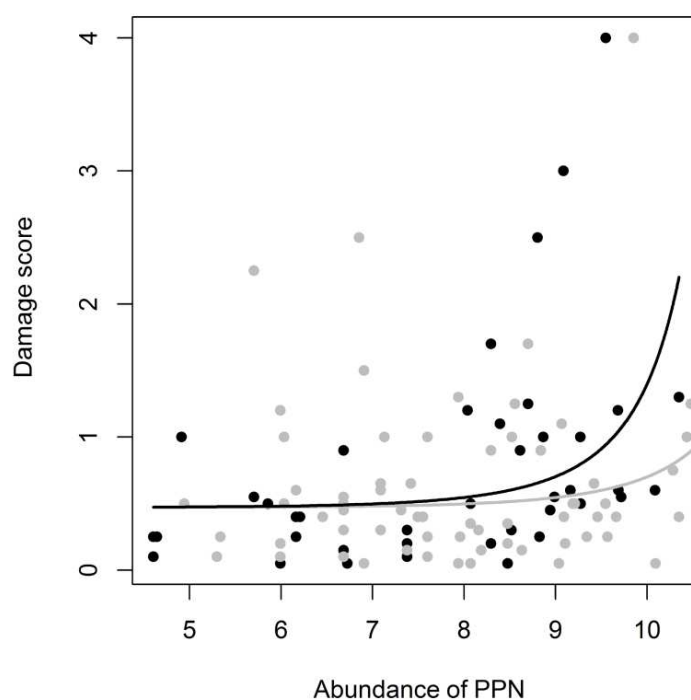
### I.4.1. Effects of plant community and soil properties on the free-living nematodes

Low-stratum plant species richness had a positive effect on the abundance of free-living fungivorous and bacterivorous nematodes, likely to be mediated by soil saprophytic fungi and bacteria through a bottom-up trophic cascade. Plant species richness was shown to have a positive effect on microbial biomass and activity in semi-natural grasslands mostly due to qualitatively more diverse carbon inputs (plant

litter and root exudates) (Eisenhauer et al. 2010; Lange et al. 2015). Lange et al. (2014) showed that higher plant richness was associated with higher leaf area index which provided more favorable microclimatic conditions for microbial activity.



**Figure 4.** (a) Abundance of the fungivorous nematodes as affected by the low-stratum plant species richness. (b) Abundance of predaceous nematodes as affected by the abundance of the fungivorous nematodes. (c) Abundance of *H. multicinctus* as affected by the abundance of the fungivorous nematodes. Points: observed data; Lines: relationship predicted by the SEM sub-models.



**Figure 5.** Phytometer root damage score as affected by the abundance of *R. similis* (black) and by the abundance of *H. multicinctus* (grey). Points: observed data; Lines: relationship predicted by the SEM sub-models.

Interestingly, we found no effect of high-stratum plant species richness on the free-living nematode community, what suggests that low-stratum plants played a more important role in organic matter quality and soil functioning of the upper layers than high-stratum plants. High-stratum plants (>1.5m height) were mostly perennial species, having deep root systems, unlikely to favor interactions of the roots (decomposing biomass and root exudates) with microorganisms that we sampled in the top soil layer. The effect of high-strata trees is maybe more likely to be reflected by tree identity. It has been showed that tree identity can determine organic matter quality through leaf litter and rhizodeposits and subsequently affect the soil food web (Cesarz et al. 2013). Our contrasted results among plant height strata differed from Zhao et al. (2014) who showed that both overstory and understory vegetation could affect soil microorganism and nematode diversity as a result of bottom-up effects and soil microclimate alteration.

We found no effect of the quality of the soil organic matter, i.e. soil C:N ratio, on fungivorous and bacterivorous nematodes. The low variability of the C:N ratio among our plots (see Table 3) may have dampen the observation of any effect. Otherwise, we found a negative relationship between soil organic matter content and the abundance of bacterivorous nematodes. Generally, organic amendments induce an enrichment effect having opposite consequences, i.e., a fast and temporary stimulation of bacterial decomposer activity (Bongers & Bongers 1998; van der Putten et al. 2006). The pulses of organic matter from amendments in the latter studies were probably responsible for perturbations that interfered with successional processes (Korthals et al. 2001; van der Putten et al. 2006). In our study, the nematode community was not subject to perturbation by an experimental treatment and roots and litter from the established plant community provided constant input of organic matter. Our results support the diversity-stability hypothesis, stating that more diverse systems have greater resistance to external forces such as nutrient perturbations (Balvanera et al. 2006), and bring a new and more generic perspective on the effect of plant diversification on soil communities of agroecosystems.

The effect of low-stratum plant species richness on soil decomposers and microbivore nematodes positively cascaded to the upper trophic level (predaceous nematodes) through the fungal pathway only. These results are in accordance with those of Tabarant et al. (2011) which showed that PPN regulation after organic

amendments were related to an increase of the abundances of fungivorous and carnivorous nematodes.

#### I.4.2. Regulation of PPN abundance

##### I.4.2.1 Associational susceptibility

A great amount of literature confirms that increasing biodiversity improves resistance of ecosystems to pests (Balvanera et al. 2006; Letourneau et al. 2011). In contrast, we found that plant species richness directly promoted PPN abundance in the phytometer roots. Indeed, our data showed that the number of *Musa* genotypes was associated with an increase of the abundances of *R. similis* and *P. coffeae* and that the abundance of *R. similis* was additionally promoted by low-stratum plant species richness. This outcome is known as “associational susceptibility” and refers to the decrease of pest regulation with biodiversity (Tahvanainen & Root 1972). The observed associational susceptibility supports the hypothesis that the inclusion of more susceptible genotypes within a population of more resistant or tolerant genotypes will increase the exposure and infestation of the latter genotypes to the pest (Barbosa et al. 2009). It is also consistent with results from Quénéhervé et al. (2011), who demonstrated that the susceptibility of *Musa* to PPN varied among genotypes and that the abundance of PPN was driven by the most susceptible host when multiple genotypes were growing together. Very similarly, Castagneyrol et al. (2012) found that the genetic diversity in oak stands increased the susceptibility to an herbivore pest of genotypes more resistant in pure stands. The positive effect of low-stratum richness on abundance of PPN was likely explained by the polyphagia of PPN whose host ranges include various plant species from various plant families outside the Musaceae (Quénéhervé et al. 2006). Polyphagia allowed pests to diversify their diet and to increase their fitness in diversified plant communities (Bernays et al. 1994; Karban et al. 2010). Along with other studies (Jactel & Brockerhoff 2007; Castagneyrol et al. 2012), these results support the hypothesis that plant diversity is more likely to confer associational resistance against specialist pests than against generalist ones.

Unexpectedly, PPN abundances did not depend on the abundance of *Musa* in the community. In our experiment, lower *Musa* abundance was associated with higher

total plant species richness. We hypothesized that the dilution effect of diversity expected to increase with plant diversity was dampened by the polyphagia of the banana PPN. More explicitly, PPN abundances could have increased or remained high regardless of *Musa* abundance because of the presence of alternative hosts compensating for *Musa* suppression replaced the roots of *Musa* individuals. High-stratum plant species richness had no direct effect on PPN abundances. High-stratum was partly constituted of perennial plants that have wider and more persistent root systems than annual plants and that were less likely to be host of banana PPN. Moreover, banana PPNs are restricted to roots or near soil surface zone limiting their sensitivity to eventual effect of high-stratum root systems on soil properties.

#### I.4.2.2 Predation

Although the cascading effect of plant species richness on free-living nematodes resulted in higher predaceous nematode proportion, our results did not support the hypothesis of PPN regulation by predation. Contrastingly, Djigal et al. (2012) showed that in response to the addition of a cover crop banana predaceous nematode abundance increased while PPN abundances decreased. However, these observations reflected a response to a shift from bare soil to monospecific cover, what greatly differs from our gradient-based study. In addition, the food webs in our study were composed of long and complex trophic chains as indicated by the high SI values. Such complexity along with the presence of abundant alternative preys (fungivorous and bacterivorous nematodes) may have limited predation of PPN by predaceous nematodes (Polis & Strong 1996; Ferris, Bongers & De Goede 2001).

#### I.4.2.3 Non-trophic interactions with free-living nematodes

The abundance of bacterivorous nematodes, which was favored by low soil organic matter content and high soil humidity, had a positive effect on the abundance of *Meloidogyne* spp. This result is in opposition with previous studies in which addition of organic matter reduced the damage caused by these PPN (Akhtar & Alam 1993) because of the toxicity of organic acids, the increased numbers of antagonistic fungi



or bacteria, or changes in soil texture (Dong & Zhang 2006). Although *Meloidogyne* spp. finally did not contribute to root damage, further investigations are required to explain this result.

We found that the abundance of fungivorous nematodes had opposite effects on the abundances of *P. coffeae* and *H. multicinctus*. We hypothesise that the negative relationship between fungivorous nematodes and *H. multicinctus* may be explained i) by apparent competition between those two co-located preys that share common predators, and ii) by the effect of antagonistic soil fungi on PPNs, as the abundance of fungivorous nematodes was a proxy for fungi abundance. The second hypothesis possibly involved antagonistic fungi i) sharing the same host and competing for resources (photosynthesis products) and infection sites on host roots, ii) modifying root suitability or the microbial community of the rhizosphere, iii) eliciting plant defense mechanisms (Azcon-Aguilar & Barea 1996) or iv) being involved in fungal predation or parasitism (Dong & Zhang 2006). The positive relationship between fungivorous nematode abundance and *P. coffeae* abundance was surprising because this endoparasitic PPN was not expected to be sensitive to soil compartment characteristics. Since competition for root resources has been demonstrated between *H. multicinctus* and endoparasitic nematodes (Tixier et al. 2008), the increase of *P. coffeae* with fungivore abundance may be an indirect consequence of the decreased abundance of *H. multicinctus*.

#### I.4.2.4 Differences among PPN responses

The four PPN taxa exhibited different regulation pathways: *R. similis* was only affected by plant community effects, *Meloidogyne* spp. and *H. multicinctus* were only affected by non-trophic interactions with soil free-living nematodes, and *P. coffeae* was affected by both types of effect.

Differences in response of PPN taxa to soil properties and free-living nematode abundances (or proportion) was supposedly related to differences in PPN life history traits. *Radopholus similis* and *P. coffeae* are migratory endoparasites that can complete their entire cycle in the central cylinder of the root (Gowen, Quénéhervé & Fogain 2005) limiting their exposure to soil and soil organisms as long as the root

they live in provides sufficient food. Although the *Meloidogyne* spp. spend part of their life cycle within the roots of their host, the J2 juveniles that hatch from the eggs must move through soil to find a new host root (Karsen & Moens 2006). *Helicotylenchus multicinctus* is a semi-endoparasitic nematode that is confined to the outer cells of the root cortex and more exposed to the soil compartment (Orion et al. 1999). Recent advances suggested that microbial biological control efficacy varied among PPN species, with more encouraging results for ectoparasitic or semi-endoparasitic species than for migratory endoparasitic species (Gowen, Quénéhervé & Fogain 2005; van der Putten et al. 2006). Our results confirmed a lower level of interaction of strictly endoparasitic species such as *R. similis* and *P. coffeae* with the soil compartment.

The four PPN taxa had contrasting responses to plant diversification, probably also explained by biological differences. *Radopholus similis* was particularly responsive to the composition of the plant community probably because of its low ability to survive in the soil in absence of host plants (Chabrier et al. 2010), while the absence of plant community effects on *Meloidogyne* spp. and *H. multicinctus* could be explained by their stronger interaction with the soil compartment.

#### I.4.3. PPN damage

*Radopholus similis* and *P. coffeae* are the first and second most damaging banana PPN, respectively (Gowen, Quénéhervé & Fogain 2005; Quénéhervé 2008). As expected, *R. similis* was significantly responsible for banana root damage. However, *P. coffeae* had no significant effect on damage. Instead, *H. multicinctus* was found to significantly cause root damage. In the roots of the phytometers, we found either a majority of *H. multicinctus*, a majority of *R. similis* or low abundance of both species (Fig. S3 in supplementary material). This pattern suggests the existence of a competitive exclusion between both species and reveals that damage is generally not additive. In agreement with our results, *Meloidogyne* spp. have been reported to cause no or little damage even when abundant (Chabrier, Hubervic & Quénéherve 2002).

#### I.4.4. Conclusion

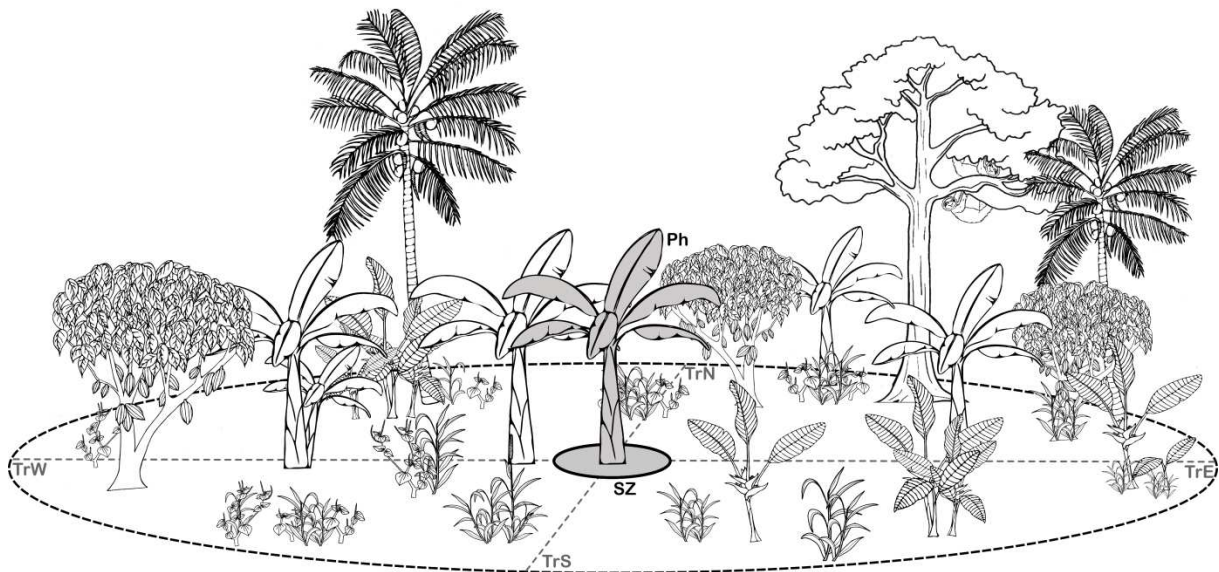
In our study, plant diversity was most of the time the outcome of both farmers' willingness and spontaneous colonization of the field. We showed that uncontrolled increase of plant richness could lead to associational susceptibility of Musa crops to PPN. Associational susceptibility is probably one of the reasons explaining the non-negligible occurrence of negative relationships between plant diversity and pest regulation (Quijas, Schmid & Balvanera 2010; Letourneau et al. 2011b) and could constitute a major limitation in developing plant-diversified schemes in agriculture. Nevertheless, our results provide insights into sustainable plant community management for the regulation of PPN abundance and damage. When facing generalist pests, cropped plant communities can be diversified but must be carefully assembled to limit pest susceptibility heterogeneity among crop genotypes and to exclude alternative host plant species. Moreover, diversification of the low-stratum plant community is required to stimulate the substantial effects of free-living nematodes on PPN regulation. The literature provides a substantial amount of studies in which the role of environmental factors in PPN regulation is 'artificially' tested by the use of experimental treatments. However, such studies are likely to provide information on processes of recovery from perturbations caused by experimental treatments and generally compare a limited number of treatments. We suggest further studies should make greater use of gradient of plant richness existing in farmers' fields. Such gradient allows comparing states of diversity and could provide better comprehension of ecological processes implied in crop pest regulations.

#### I.5. Acknowledgements

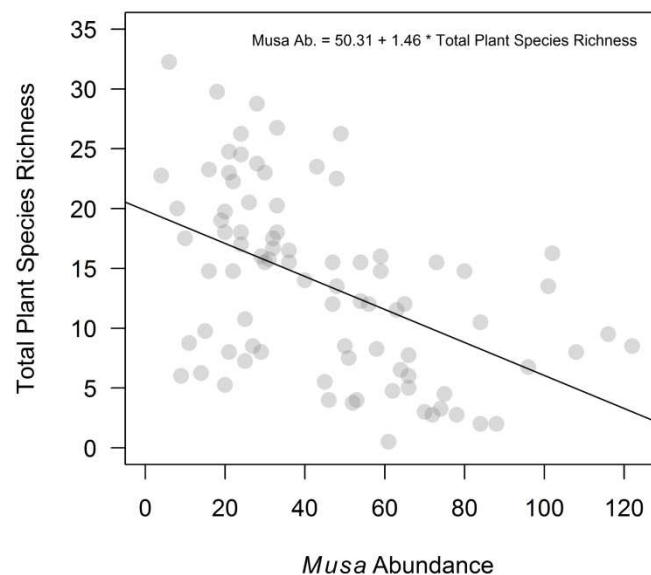
We thank Ignacio Rodriguez Arias for his valuable help in tree determination in Costa Rica. We thank the staff of the CORBANA nematology laboratory (Costa Rica), and Christiane Mauriol-Bastol and Roger Rieux from the CAEC nematology laboratory (Martinique) for plant-parasitic nematode extraction and counting. We thank Walter Rodriguez and Carlos Lynch from APPTA (Association of small producers of Talamanca), for linking us to Talamanca farmers and for technical assistance. We thank Patrick Quénéhervé (IRD) and Jean-Michel Risède (CIRAD) for their valuable

opinions. This work was supported by CIRAD and was funded by the Project 'Use of the biodiversity of Martinique to improve the functioning of agro-ecosystems' from E.U. FEDER (grant PRESAGE no. 33157).

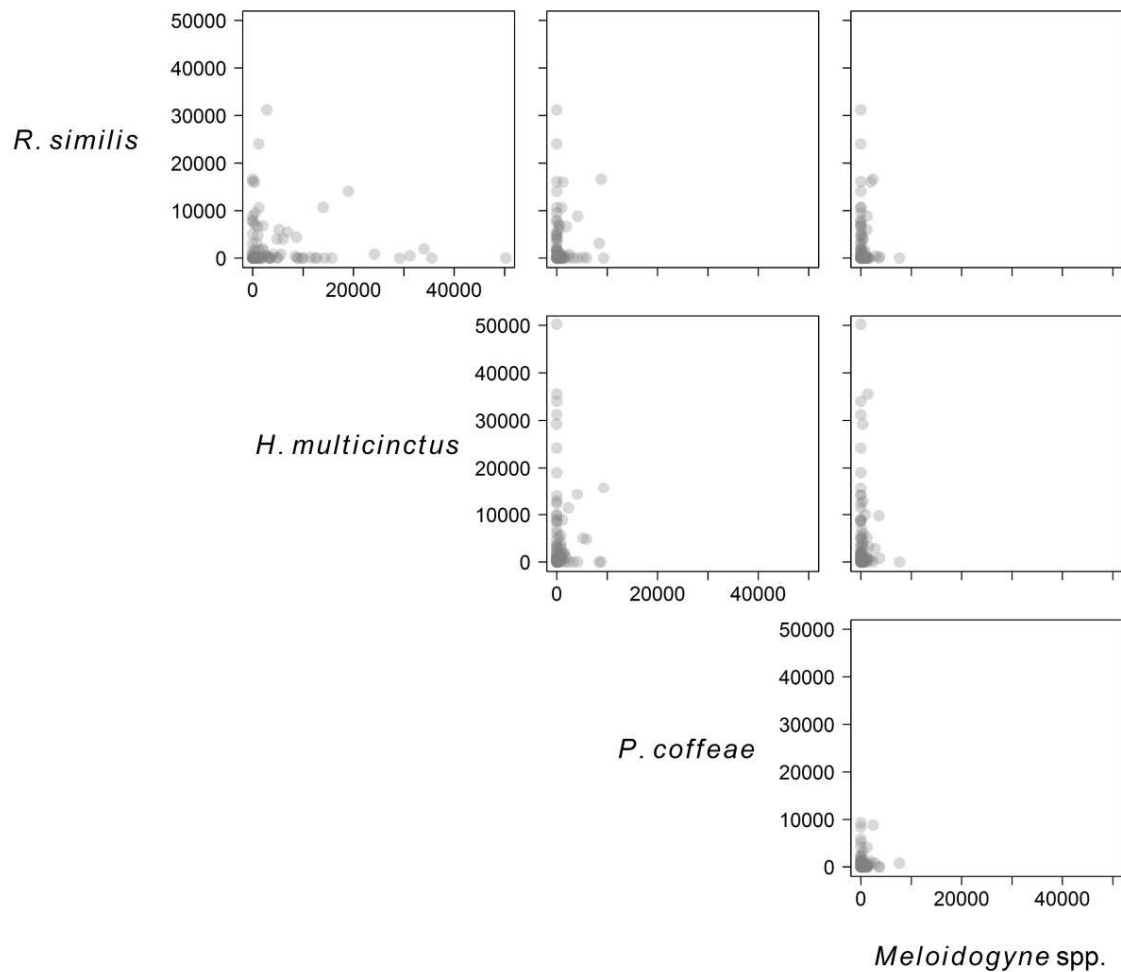
## I.6. Supplementary Materials



**Figure S1.** Plot configuration. The phytometer (Ph) is placed in the center of the 20-meters diameter circular plot. Dashed lines represent the four transects used to assess low stratum species richness oriented toward the four cardinal points. Soil and phytometer root samples were collected within the grey sampling zone (SZ).



**Figure S2.** Correlation between the *Musa* abundance and the total plant species richness. Points: observed data; Line: linear regression.



**Figure S3.** Pairplots of the abundances of four banana PPN taxa as measured in the roots of the phytometers (log scale).

**Table S1** (next page). Estimated values of linear regression coefficients issued from the sub-models composing the overall structural model. Nematode-related variables correspond to abundances. LSPR : low-stratum plant species richness ; HSPR : high-stratum plant species richness ; SH : soil humidity ; SOM : soil organic matter (%) ; SCN : soil C:N ratio ; MA : Musa abundance ; MR : Musa richness ; BN : abundance of bacterivorous nematodes ; FN : abundance of fungivorous nematodes ; PN : proportion of predaceous nematodes ; Rsim : abundance of *Radopholus similis* ; Pcof : abundance of *Pratylenchus coffeae* ; Hmul : abundance of *Helicotylenchus multicinctus* ; Melo : abundance of *Meloidogyne* spp.; RD : root damage.

Response variable	Explanatory variable	Estimate	Standar error	p-value
FN	LSPR	0.09390	0.01972	<b>&lt; 0.0001</b> ***
FN	SH	0.04426	0.02322	0.0613
FN	SOM	0.09187	0.08079	0.2599
FN	SCN	-0.04304	0.08069	0.5957
FN	HSPR	0.01143	0.03034	0.7076
BN	SH	0.06193	0.02420	<b>0.013</b> *
BN	SOM	-0.21439	0.09045	<b>0.0209</b> *
BN	LSPR	0.05189	0.02379	<b>0.0331</b> *
BN	HSPR	0.02838	0.03501	0.4207
BN	SCN	-0.01737	0.08890	0.8457
PN	FN	0.00495	0.00119	<b>0.0001</b> ***
PN	BN	-0.00090	0.00117	0.443
Rsim	MR	0.46161	0.18163	<b>0.0137</b> *
Rsim	LSPR	0.10803	0.04728	<b>0.026</b> *
Rsim	FN	-0.00504	0.00367	0.1746
Rsim	MA	0.00864	0.00853	0.3151
Rsim	HSPR	-0.07743	0.08072	0.3414
Rsim	PN	0.03761	0.04192	0.3733
Rsim	BN	-0.00161	0.00272	0.5559
Hmul	FN	-0.00686	0.00302	<b>0.027</b> *
Hmul	MA	0.00981	0.00941	0.3013
Hmul	BN	0.00110	0.00147	0.4556
Hmul	PN	0.02063	0.02800	0.4642
Hmul	HSPR	0.04836	0.06584	0.4655
Hmul	MR	0.06883	0.19818	0.7296
Hmul	LSPR	-0.00310	0.03807	0.9352
Pcof	FN	0.00642	0.00247	<b>0.0117</b> *
Pcof	MR	0.56159	0.23967	<b>0.0225</b> *
Pcof	PN	-0.05040	0.03935	0.2054
Pcof	BN	0.00104	0.00125	0.4080
Pcof	LSPR	-0.04533	0.05472	0.4107
Pcof	MA	0.00292	0.00884	0.7417
Pcof	HSPR	0.02153	0.08012	0.7891
Melo	BN	0.00420	0.00118	<b>0.0008</b> ***
Melo	MA	-0.01592	0.00989	0.1130
Melo	PN	-0.06169	0.04572	0.1824
Melo	HSPR	-0.10129	0.08174	0.2202
Melo	MR	0.22711	0.22290	0.3124
Melo	FN	0.00157	0.00336	0.6412
Melo	LSPR	-0.01085	0.04539	0.8119
RD	Rsim	0.00005	0.00001	<b>0.0001</b> ***
RD	Hmul	0.00002	0.00001	<b>0.0348</b> *
RD	Pcof	0.00005	0.00004	0.2890
RD	Melo	0.00007	0.00001	0.3845





## II. Plant richness enhances banana weevil regulation in a tropical agroecosystem by affecting a multitrophic food web

### Authors

Charlotte Poeydebat<sup>a, b</sup>, Philippe Tixier<sup>b, c</sup>, Luc De Lapeyre De Bellaire<sup>b</sup>, Dominique Carval<sup>a, b</sup>

### Authors' affiliations

<sup>a</sup>CIRAD, UPR GECO, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France

<sup>b</sup>CIRAD, UPR GECO, F-34398, Montpellier, France

<sup>c</sup>Departamento de Agricultura y Agroforesteria, CATIE, CR-30501, Turrialba, Costa Rica

**Keywords:** *Cosmopolites sordidus*, plant richness gradient, natural enemies, structural equation modelling, top-down, bottom-up

**Abstract.** Field-scale plant diversification of agroecosystems is a promising way to enhance ecological pest regulation. Existing studies, however, have provided inconsistent results and have generally focused on only a few trophic groups or a few levels of plant diversification. Using field data from banana agroecosystems and structural equation modelling, we assessed (i) the effects of plant species richness (two height strata) and soil cover (% of living plant cover and % of litter cover) on a multitrophic arthropod food web, (ii) the links among five trophic groups of arthropods (detritivores, herbivores, non-ant omnivores, omnivorous ants, and predators) and (iii) the effect of natural enemies on the abundance and the damage of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus*. Plant species richness of low strata (< 1.5 m high) had a positive bottom-up effect on herbivore prey abundance, which in turn enhanced the abundance of non-ant omnivores and of predators. Litter cover promoted the abundance of detritivore prey, which in turn enhanced predators and omnivorous ants. The latter two trophic groups were negatively related to weevil damage and probably reduced damage by consuming weevil eggs and larvae. Overall, total plant species richness had negative effects on *C. sordidus* abundance and damage, indicating that plant species richness provided pest regulation services. Our results indicate that pest regulation services can be enhanced through agroecosystem plant diversification. Finally, on the basis of our results, we suggest how the plant community and soil cover within the field could be managed to enhance ecological regulation of the banana weevil.

## II.1. Introduction

Field-scale plant diversification of agroecosystems has been proposed as a promising means of restoring ecological pest regulation and of reducing environmental and health problems resulting from pesticide applications (Gurr et al. 2003; Malezieux et al. 2009; Ratnadass et al. 2012). Several recent reviews have concluded that plant species richness has a generally positive effect on the regulation of herbivorous pest abundance or damage (Dassou et al. 2015; Letourneau et al. 2011). Some studies, however, have reported that plant species richness may have neutral or negative effects on the regulation of herbivores (Letourneau et al. 2011; Poveda et al. 2008). A limitation of many studies on this topic is that they focus on the abundance and/or richness of only one or two trophic groups (for instance, herbivorous pests and their natural enemies) even though changes in ecosystem services very likely result from changes in the abundance and richness of many interacting trophic groups (Soliveres et al. 2016). The latter authors showed that the consideration of only a small number of trophic groups has caused researchers to greatly underestimate the importance of ecosystem services provided by higher levels of plant richness. Here, using a multitrophic approach as described by Soliveres et al. (2016), we assessed the effect of field-scale plant species richness on the regulation of the abundance and the damage of an oligophagous pest of banana, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae).

The banana weevil, *Cosmopolites sordidus*, is the most important insect pest of bananas and plantains (Cuillé 1950; Gold et al. 2001), which together are the second most important global fruit crop and the fourth most important global food commodity (after rice, wheat, and maize) in terms of production (Echezona et al. 2011). *Cosmopolites sordidus* is a narrowly oligophagous pest, attacking wild and cultivated clones of *Musa* and *Ensete* (Gold et al. 2001). Free-living adult weevils are nocturnal and disperse by walking, usually for short distances (Carval et al. 2015; Gold et al. 2001; Vinatier et al. 2010). Females lay eggs near the soil surface in the corm or at the base of the pseudostem of banana plants. The larvae bore galleries in the corm to feed (Cuillé 1950; Koppenhöfer 1993b), causing severe damage to the crop (Gold et al. 2001). Previous studies reported the potential for the control of the abundance or damage of *C. sordidus* by natural enemies (Abera-Kalibata et al. 2008;

Carval et al. 2016; Dassou et al. 2015; Koppenhöfer et al. 1992; Mollot et al. 2012). Some of these studies have indicated that the regulation of *C. sordidus* could be affected by plant species richness possibly via effects on the arthropod community (Carval et al. 2016; Dassou et al. 2015; Mollot et al. 2012). However, it is difficult to draw general conclusions on the effect of plant richness on banana weevil regulation from these studies because (i) they did not consider a gradient of plant species richness and/or (ii) they only considered one species or group of species at a single trophic level of the arthropod food web. Here, we analysed the relationships between plant species richness, the abundance of five arthropod trophic groups (detritivores, herbivores, non-ant omnivores, omnivorous ants, and predators) and the regulation of *C. sordidus* abundance and damage. We hypothesised that i) field-scale plant species richness has positive bottom-up effects that increase the abundance of potential natural enemies and that ii) non-ant omnivores, omnivorous ants, and predatory arthropods reduce the abundance of adult banana weevils and the corm damage. To test these hypotheses, we collected data from banana agroecosystems covering a gradient of plant species richness. We then used structural equation modelling and generalised mixed-effects models to investigate i) the links between plant species richness in two height strata and the abundance of arthropod trophic groups and ii) the effects of plant species richness on the regulation of banana weevil abundance and damage.

## II.2. Methods

### II.2.1. Study sites and design

We conducted a field study in the Reserve of Talamanca (9°00'– 9°50' N, 82°35' – 83°05' W) in Costa Rica. In this area, banana agroecosystems mainly consist of diversified agroforestry, but also include systems ranging up to intensive monoculture. The different types of agroecosystems differ in terms of plant community structure and composition (*Musa* genotypes and non-cropped plants' species). Agroforestry systems are generally long-established, they may contain several cultivars of plantains and bananas, and can include remnant forest trees, cultivated trees (e.g., cocoa), medicinal plants, ground crops (e.g., taro, cassava),

and weeds (Somarriba and Harvey 2003). The mean annual temperature and air relative humidity measured at several points within our sampling area during the study were  $24.8 \pm 0.3$  °C and  $91 \pm 4.2$  %, respectively. The mean annual rainfall is about 3500 mm in this tropical-humid region (Deheuvels et al. 2012).

We monitored a network of 75 twenty-meters diameter circular plots distributed in 9 heterogeneous banana-based farmers' fields. Fields and plot locations were selected *a priori* to cover a wide range of plant species richness situations (Table 1). We installed one *in vitro*-propagated banana plant (*Musa* AAA, Cavendish subgroup, Grande Naine cultivar) in the center of each plot as a phytometer (Fig. 1). The phytometers are standardized plants (genetically similar) initially free of weevils and experimentally transplanted in contrasted situations to assess responses to environmental variables (Dietrich et al. 2013). Each phytometer was placed 1.5 m distant from an existing banana plant. Within one field, adjacent phytometers were at least 20 m apart so that two adjacent plots never overlapped. The study began in July 2014 and ended in January 2016. There was no chemical control or pheromone trapping of weevils in any of the fields.

In each plot, we evaluated plant species richness below and above 1.5 m high, the abundance of various trophic groups of the ground-dwelling arthropod food web, the abundance of adult banana weevils, and the damage caused by the weevils to the phytometer corm.

### II.2.1. Plot-scale plant community

Plant species richness is commonly used as an indicator of ecosystem biodiversity (Dassou et al. 2015; Letourneau et al. 2011). Within each plot, we subdivided the plant community into a low stratum (plant height at top of the crown <1.5 m) and a high stratum (plant height at top of the crown  $\geq 1.5$  m) to account for differential effects related to differences in plant traits such as height, growth rate, or lifespan. Plant species richness of the high-stratum was calculated as the number of plant species present in the plot after identification of each plant to species level. We evaluated the species richness of plants smaller than 1.5 m high along four transects of 10 meters, going from the phytometer to the border of the plot and oriented toward

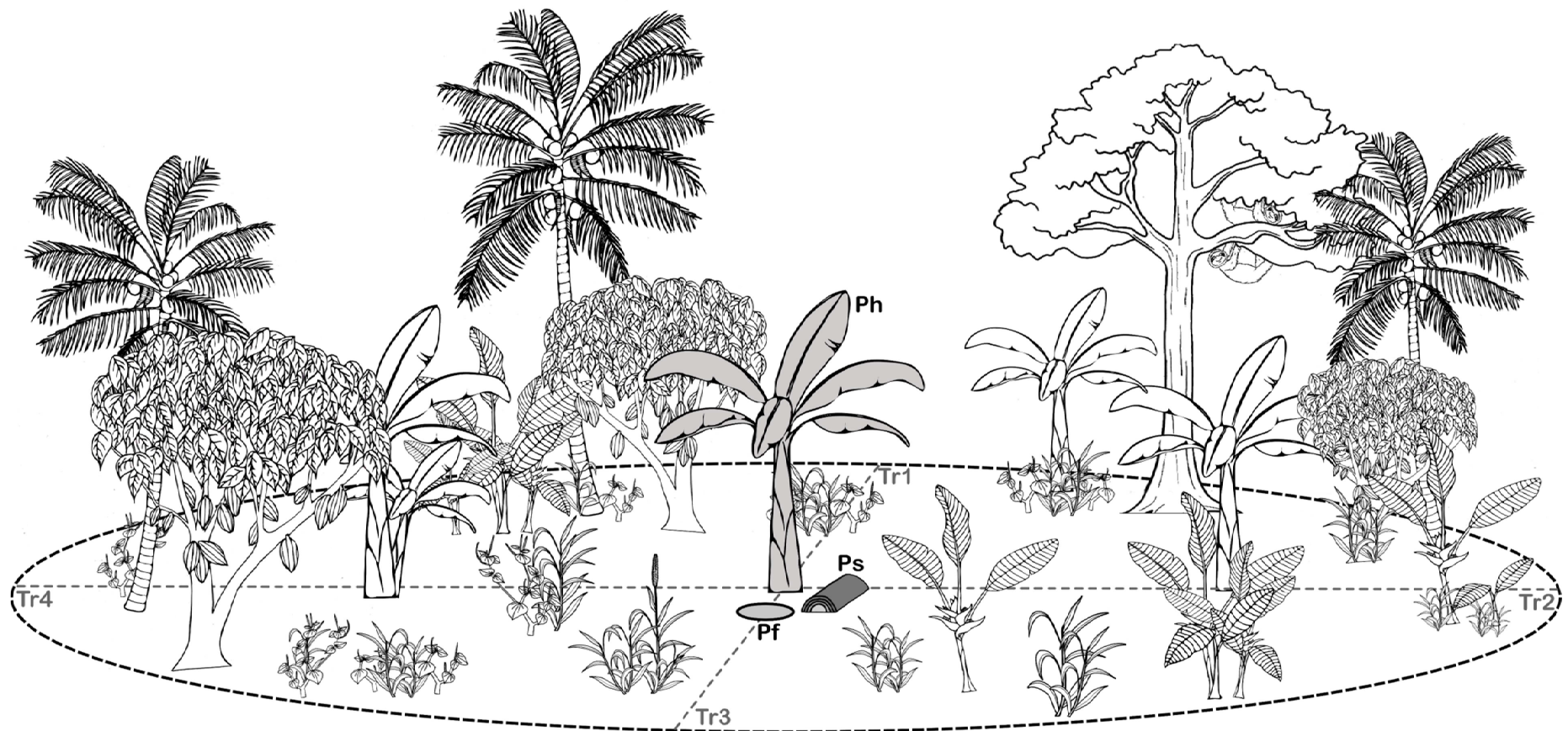
the four cardinal points (Fig.1). Plant species richness of the low stratum was obtained by averaging the four species richness values. Plants were identified using recent literature on the plants of Costa Rica (Gargiullo et al. 2008) and/or according to local, traditional knowledge (Cook et al. 2014). When a species was not identifiable, a morphospecies was assigned to the individual on the basis of morphological specificities, to allow for richness calculation. *Musa* genotype richness was assessed separately because of the particular role of this plant family in the life cycle of *C. sordidus* (Gold et al. 2001). Ultimately, we evaluated the percentage of living-plant soil cover and litter soil cover (including crop and other plant residues) within the plot as proxies for living and dead plant biomass, respectively (Fig. 1).

#### II.2.1. Multiple trophic groups of ground-dwelling arthropods

Ground-dwelling arthropods were sampled using pitfall traps (Cosmotrack®, Calliope) containing water with a few drops of detergent (commercial dish cleaner) to weaken water surface tension. One trap was buried 50 cm away from each phytometer, and the trapped arthropods were retrieved 2 days later. Ants were identified to species using keys (Baccaro et al. 2015; Bolton 2000; Bolton and Ficken 1994; Dash 2011; Feitosa et al. 2008; Fernández 2007; Jiménez et al. 2007; LaPolla and Fisher 2014; Longino and Fernández 2007; Mackay and Mackay 2010; Pacheco et al. 2013; Wild 2005; Wilson 2003). Other arthropods were identified to family (Delvare and Aberlenc 1989), but a morphospecies was attributed to each individual based on morphological specificities, allowing further calculation of richness (Barratt et al. 2003). Each individual was assigned to one of the following trophic groups according to its species or family: detritivores, herbivores, non-ant omnivores, omnivorous ants, and predators. Pitfall sampling was performed twice in April 2015. For analyses, the abundances of each group at both sampling events were summed to obtain a single estimate for each arthropod group.

**Table 1.** Total, low-stratum and high-stratum plant species richness (mean number of species  $\pm$  standard-deviation of the plots), number of phytometers (or plots), *Musa* genotype richness and *Musa* density per hectare of the nine banana fields selected.

Field	Total plant species richness ( $\pm$ sd)	Low-stratum plant species richness ( $\pm$ sd)	High-stratum plant species richness ( $\pm$ sd)	Number of phytometers ( $\pm$ sd)	<i>Musa</i> genotype richness	<i>Musa</i> density per ha ( $\pm$ sd)
1	8 $\pm$ 2	7 $\pm$ 1	1 $\pm$ 1	8	1	2898 $\pm$ 287
2	10 $\pm$ 4	7 $\pm$ 4	3 $\pm$ 1	5	6	1982 $\pm$ 304
3	11 $\pm$ 4	7 $\pm$ 3	4 $\pm$ 2	14	2	505 $\pm$ 202
4	15 $\pm$ 3	12 $\pm$ 2	3 $\pm$ 1	5	2	2166 $\pm$ 287
5	15 $\pm$ 4	8 $\pm$ 2	7 $\pm$ 4	8	10	1477 $\pm$ 496
6	17 $\pm$ 9	13 $\pm$ 6	5 $\pm$ 3	10	8	994 $\pm$ 602
7	19 $\pm$ 3	17 $\pm$ 2	2 $\pm$ 2	10	3	857 $\pm$ 328
8	21 $\pm$ 6	13 $\pm$ 4	8 $\pm$ 3	8	5	677 $\pm$ 304
9	25 $\pm$ 2	17 $\pm$ 3	8 $\pm$ 2	8	7	912 $\pm$ 340



**Figure 1.** Plot configuration. The phytometer (Ph) is placed in the center of the 20-meters diameter circular plot (dark dashed line). Gray dashed lines represent the four transects (Tr1, Tr2, Tr3, Tr4) used to assess low stratum plant species richness. Pseudostem (Ps) and pitfall traps (Pf), used for weevil and arthropod sampling respectively, are represented.

### II.2.2. Banana weevil abundance and damage

The abundance of adult banana weevils was assessed using 30 cm-long pieces of banana pseudostem (*Musa* AAA, Gros Michel subgroup, Gros Michel cultivar) that were cut in half longitudinally and used as attractive traps (Gold et al. 2001). Pseudostem traps were first kept under controlled conditions outside the fields for one week, during which time they decomposed and thereby became more attractive to the weevil (Mestre and Rhino 1997). One pseudostem trap was placed at the base of each phytometer where it was left for one week. The traps were surveyed six times every 2 days in April 2015, and each time the adult weevils present on the trap were counted. For analysis, the six counts were summed to obtain a single estimation of adult weevil abundance per phytometer.

At the end of the study, each phytometer was unearthed, and corm damage was assessed by stripping the entire circumference of the corm. The percentage of the corm circumference with weevil galleries was used as a corm damage score (0–100 scale; modified from Vilardebo, 1973). This method has been proved to be representative of the true level of corm damage (Dassou et al. 2015). Because of accidental cutting of phytometers by farm workers before the end of the study, only 56 of the 75 phytometers were evaluated for damage.



**Table 2.** Set of GLMMs constituting the global path model based on a priori hypotheses regarding the relationships between response variables (trophic group abundances) and explanatory variables (environmental variables). D: Detritivore abundance; H: Herbivore abundance; OA: Omnivorous ant abundance; O: Non-ant omnivore abundance; P: Predator abundance; LSR: Low-stratum plant richness; HSR: High-stratum plant richness; LC: % of litter cover; PC: % of living-plant cover

Response variable	Explanatory variables	Hypothesized mechanisms	References
D	$LSR^1 + HSR^1 + RC^1$	<sup>1</sup> Positive bottom-up effect of plant richness and % of detrital residues cover	Landis, Wratten & Gurr 2000 Birkhofer, Wise & Scheu 2007
H	$LSR^2 + HSR^2 + LC^2$	<sup>2</sup> Positive bottom-up effect of plant richness and % living cover	Landis, Wratten & Gurr 2000 Birkhofer, Wise & Scheu 2007
OA	$H^3 + D^3 + LSR^4 + HSR^4 + LC^4 + P^5$	<sup>3</sup> Positive bottom-up effect of prey abundances  <sup>4</sup> Positive bottom-up effects (trophic and non-trophic) of plant richness and % of living cover	Landis, Wratten & Gurr 2000 Zehnder <i>et al.</i> 2007  Landis, Wratten & Gurr 2000
O	$H^6 + D^6 + LSR^7 + HSR^7 + LC^7 + P^8$	<sup>5</sup> Intraguild predation by predators  <sup>6</sup> Positive bottom-up effect (trophic and non-trophic) of plant richness and % of living cover  <sup>7</sup> Positive bottom-up effect of prey abundances  <sup>8</sup> Intraguild predation by or competition with predators and omnivorous ants	Gagnon <i>et al.</i> 2011  Landis, Wratten & Gurr 2000  Landis, Wratten & Gurr 2000 Zehnder <i>et al.</i> 2007  Gagnon <i>et al.</i> 2011
P	$H^9 + D^9 + LSR^{10} + HSR^{10} + LC^{10}$	<sup>9</sup> Positive bottom-up effect of prey abundances  <sup>10</sup> Positive bottom-up effect of plant richness and % of living cover	Landis, Wratten & Gurr 2000 Zehnder <i>et al.</i> 2007  Landis, Wratten & Gurr 2000 Birkhofer, Wise & Scheu 2007

### II.2.3. Data Analysis

On the basis of the literature, we identified the *a priori* most probable hypotheses for the causal links among the variables describing the plant community and the abundances of the trophic groups of the food web of ground-dwelling arthropods. From these hypothetical links among the variables, we constituted a global path model composed of a set of 5 linear sub-models (Table 2). According to response variable distributions, all sub-models were Poisson general linear mixed models (GLMMs). To address the non-independence of sampling between fields, we added field identity as a random intercept effect in all sub-models (Zuur et al. 2009). We used structural equation modelling (SEM) (Grace 2006) to realise a confirmatory test of our global path model and identify the significant relationships. Because the application of traditional SEM is restricted to normally distributed data, we used the *piecewiseSEM* R-package (Lefcheck 2016), which generalises the method to a larger range of distribution families. In the piecewise SEM approach, Shipley's tests of direct separation are used to test for missing paths and a Fisher's C statistic is calculated from the p-values of those tests (Shipley 2009). The confirmatory test of the global path model consists in running a chi-squared test on the C statistic. The global path model is considered to represent the data well when the p-value of this chi-squared test is superior to the significance threshold. In addition, the *piecewiseSEM* package provides a coefficient for each path and two types of  $R^2$  (the marginal  $R^2_m$ , which is the variance explained by fixed effects, and the conditional  $R^2_c$ , which is the variance explained by both fixed and random effects) as indicators of the goodness-of-fit of each sub-model (Nakagawa and Schielzeth 2013).

We used Poisson GLMMs to assess i) the effect of each group of predatory arthropods (non-ant omnivores, omnivorous ants, and predators) and the effect of *Musa* abundance and richness on the abundance of adult weevils, and ii) the potential effects of the abundance of adult weevils and the abundance of each group of predatory arthropods on weevil corm damage score. We included field identity as a random intercept effect (Zuur et al. 2009) to account for uncontrolled field-scale effects. In each case, we selected the best model by removing non-significant fixed-effect parameters in a backward-stepwise process using likelihood ratio tests (LRTs) (Bolker et al. 2009). Following Nakagawa and Schielzeth (2013), we used  $R^2$  as an absolute value for the goodness-of-fit of the models. We tested for potential

correlation between total plant species richness and *Musa* abundance using linear regression.

We quantified the services or disservices associated with pest regulation provided by plant species richness. We used Poisson GLMMs to assess the effect of total plant species richness (sum of low- and high-strata plant species richness) i) on adult weevil abundance and weevil corm damage score, (ii) on the abundance of herbivore and detritivore ground-dwelling arthropods, and iii) on the abundance of potential natural enemies (omnivorous ants, non-ant omnivores and predators). To account for uncontrolled field-scale effects, we added field identity as a random intercept effect (Zuur et al. 2009). For weevil abundance and corm damage score models, the inverse values of the estimates of the GLMMs were considered; therefore, positive values corresponded to the provision of a service by plant species richness (pest suppression), while negative values corresponded to a disservice.

All GLMMs were estimated using the 'lme4' package (Bates et al. 2011), in which the maximum likelihood of parameters is approximated by the Laplace method (Bolker et al. 2009). All statistical analyses were performed with R 3.3.1 (R Development Core Team 2016) and with an alpha level of 0.05.

## II.3. Results

### II.3.1. Plot-scale plant community

Plant richness in the plots ranged from 2.5 to 22.5 species in the low stratum and from 0 to 16 species in the high stratum. Total plant richness ranged from 4.5 to 32.25 species. *Musa* abundance and total plant species richness were negatively but weakly correlated ( $R^2=0.10$ ;  $p\text{-value} < 0.001$ ). In decreasing order of frequency, the *Musa* genotypes present in the study plots were Gros Michel, Cavendish, Plantain, Quadrado, Lacatan, Fressinette, Chopo Colorado, Chopo Blanco, and Cocori.

**Table 3.** Pathway coefficient estimates and p values from the structural equation modelling. D: Detritivore abundance; H: Herbivore abundance; P: Predator abundance; LSR: Low-stratum plant richness; HSR: High-stratum plant richness; LC: % of litter cover; PC: % of living-plant cover.

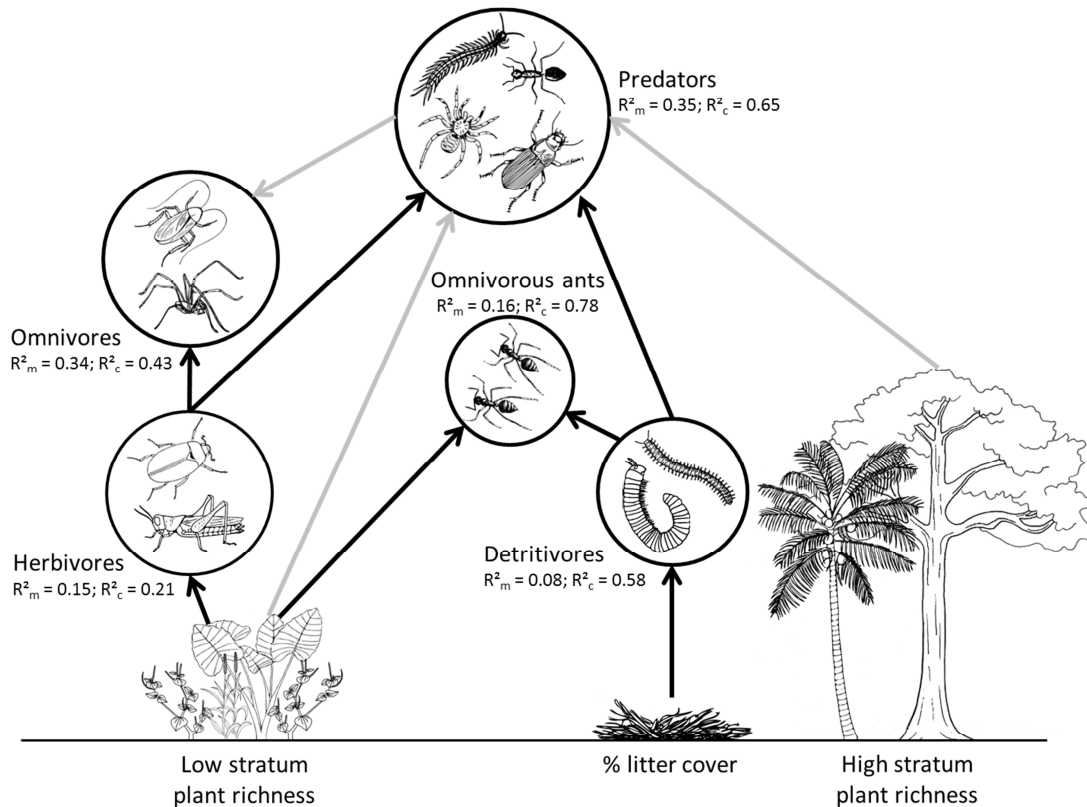
Response Variable	Explanatory Variable	Estimate ( $\pm$ SE)	p-value
Detritivores	LSR	0.012 ( $\pm$ 0.020)	0.5565
	HSR	-0.007 ( $\pm$ 0.026)	0.7866
	RC	1.024 ( $\pm$ 0.342)	0.0027
Herbivores	LSR	0.054 ( $\pm$ 0.025)	0.0297
	HSR	-0.045 ( $\pm$ 0.032)	0.1695
	LC	0.051 ( $\pm$ 0.462)	0.9123
Omnivorous Ants	H	-0.001 ( $\pm$ 0.018)	0.9587
	D	0.028 ( $\pm$ 0.009)	0.0038
	LSR	0.045 ( $\pm$ 0.0153)	0.0031
	HSR	0.010 ( $\pm$ 0.017)	0.5368
	LC	-0.371 ( $\pm$ 0.219)	0.0901
	P	-0.015 ( $\pm$ 0.008)	0.0705
Non-ant Omnivores	H	0.178 ( $\pm$ 0.056)	0.0014
	D	-0.074 ( $\pm$ 0.053)	0.1644
	LSR	0.083 ( $\pm$ 0.043)	0.0517
	HSR	-0.019 ( $\pm$ 0.038)	0.6253
	LC	0.289 ( $\pm$ 0.832)	0.7288
	P	-0.103 ( $\pm$ 0.042)	0.0147
Predators	H	0.045 ( $\pm$ 0.020)	0.0262
	D	0.027 ( $\pm$ 0.010)	0.0087
	LSR	-0.046 ( $\pm$ 0.016)	0.0054
	HSR	-0.047 ( $\pm$ 0.020)	0.0201
	LC	0.436 ( $\pm$ 0.238)	0.0668

### II.3.2. Effects of plant species richness and soil cover on multitrophic food web of ground-dwelling arthropods

Our global path model represented the data well (Fisher's  $C = 21.17$ , d.f. = 14,  $\chi^2$  test  $p = 0.097$ ), and 10 of the 23 links tested were significant. SEM results, including pathway coefficients and significance levels, are presented in Table 3. The significant causal relationship between trophic group abundances and environmental variables are summarised in the path diagram in Fig. 2. The arthropod orders found in the plots are listed in Table 4.

**Table 4.** List and total abundance of arthropod orders of each trophic group sampled during the field study.

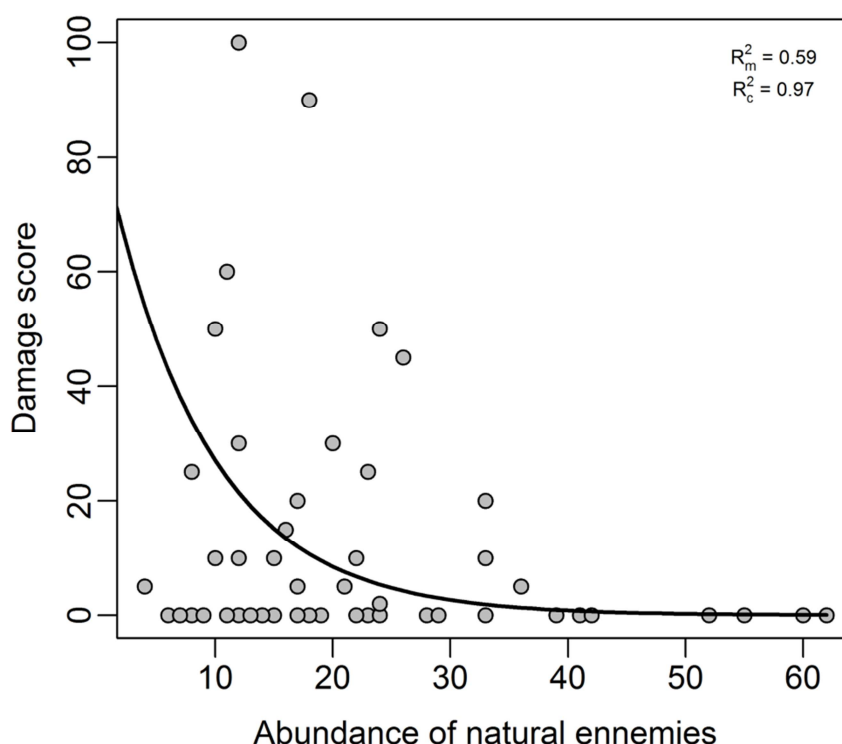
<b>Trophic group</b>	<b>Class</b>	<b>Order</b>	<b>Individuals</b>
<b>Detritivores</b>	Insecta	Collembola	201
		Coleoptera	26
	Diplopoda	Polydesmida	63
		Spirobolida	8
		Julida	7
		Stemmiulida	3
	Malacostraca	Isopoda	42
<b>Herbivores</b>	Insecta	Orthoptera	77
		Hemiptera	66
		Coleoptera	36
		Homoptera	15
		Hymenoptera	3
		Lepidoptera	2
		Thysanoptera	1
<b>Omnivores</b>	Insecta	Hymenoptera (ants)	904
		Blattellidae	10
	Arachnida	Opiliones	49
<b>Predators</b>	Insecta	Hymenoptera (ants)	331
		Coleoptera	92
		Hemiptera	19
		Dermaptera	4
		Mantodea	1
	Arachnida	Araneae	309
		Scorpiones	1
	Chilopoda	Lithobiomorpha	2



**Figure 3.** Weevil damage vs. natural enemies' abundance. Relationship between damage by *C. sordidus* and the abundance of natural enemies (i.e. the sum of the abundance of omnivorous ants and predators, which were found to be both negatively correlated to the damage score). Circles: observed data; Line: relationship predicted by a Poisson GLMM.

### II.3.3. Biological control of the banana weevil by natural enemies

Adult weevil abundance was positively related to the abundance of *Musa* ( $\chi^2(df=1) = 4.56$ ,  $p = 0.033$ ) but was not related to *Musa* genotype richness ( $\chi^2(df=1) = 0.27$ ,  $p = 0.604$ ), the abundance of omnivorous ants ( $\chi^2(df=1) = 1.07$ ,  $p = 0.299$ ), the abundance of non-ant omnivores ( $\chi^2(df=1) = 1.06$ ,  $p = 0.304$ ), or the abundance of predators ( $\chi^2(df=1) = 1.18$ ,  $p = 0.277$ ). The marginal and conditional  $R^2$  values (including the random intercept effect) of the selected model were 0.12 and 0.61, respectively.



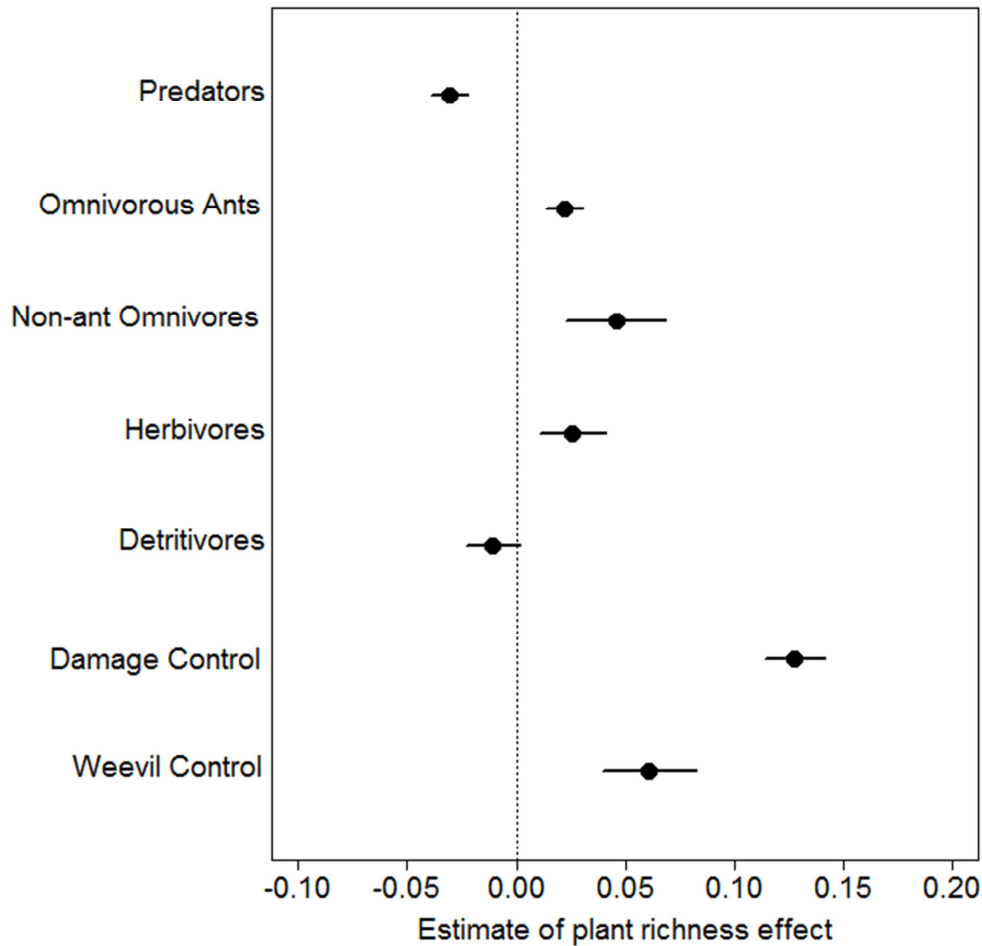
**Figure 3.** Weevil damage vs. natural enemies' abundance. Relationship between damage by *C. sordidus* and the abundance of natural enemies (i.e. the sum of the abundance of omnivorous ants and predators, which were found to be both negatively correlated to the damage score). Circles: observed data; Line: relationship predicted by a Poisson GLMM.

The corm damage score was negatively related to the abundance of omnivorous ants ( $\chi^2(df=1) = 329.20$ ,  $p < 0.001$ ) and to the abundance of predators ( $\chi^2(df=1) = 139.01$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 3). However, it was not related to the abundance of adult weevils ( $\chi^2(df=1) = 0.53$ ,  $p = 0.465$ ) or to the abundance of non-ant omnivores ( $\chi^2(df=1) = 1.20$ ,  $p = 0.272$ ). The selected model explained a large percentage of the variance with a marginal  $R^2$  of 0.59 and a conditional  $R^2$  of 0.97.

#### II.3.4. Effect of total plant species richness on natural enemies and pest regulation services

The regulation of adult weevil abundance and corm damage was positively related with the total plant richness ( $\chi^2(df=1) = 7.81$ ,  $p = 0.005$  for regulation of weevil abundance;  $\chi^2(df=1) = 100.64$ ,  $p < 0.001$  for regulation of weevil damage) (Fig. 4); in other words, weevil abundance and damage decreased as plant richness increased. Total plant richness was positively associated with the abundance of herbivores ( $\chi^2(df=1) = 5.65$ ,  $p = 0.016$ ), the abundance of non-ant omnivores ( $\chi^2(df=1) = 3.89$ ,  $p$

= 0.048), and the abundance of omnivorous ants ( $\chi^2(df=1) = 6.69$ ,  $p = 0.009$ ), but was negatively associated with the abundance of predators ( $\chi^2(df=1) = 12.64$ ,  $p < 0.001$ ) and was not associated with the abundance of detritivores ( $\chi^2(df=1) = 0.73$ ,  $p = 0.392$ ) (Fig. 4).



**Figure 4.** Ecosystem services related to banana weevil regulation. Effect of total plant species richness on the abundance of alternative prey, i.e. herbivores and detritivores; on the abundance of potential natural enemies, i.e. omnivores and predators; and on the adult abundance and the damage of the banana weevil. Points are GLMMs estimates ( $\pm$  s.e.).



## II.4. Discussion

### II.4.1. Effect of plant species richness and soil cover on multitrophic food web of ground-dwelling arthropods

We found that the food web of ground-dwelling arthropods was shaped by both a detritivory and an herbivory bottom-up cascade that propagated up to the predaceous trophic levels and affected the abundance of the potential natural enemies of the banana weevil. In the case of the herbivory pathway, the low-stratum plant species richness had a positive bottom-up effect on the abundances of herbivores and of omnivorous ants but had no direct effect on the abundance of omnivores, although a substantial portion of the diet of opilions, which represented 83% of this group, includes fruits and other plant materials (Halaj and Cady 2000; Schaus et al. 2013). Omnivorous ants combine predation, scavenging, and consumption of plant-based resources to meet their nutritional requirements. Plant-based resources used by ants are various and mostly consist of honeydew (from association with trophobionts), extra-floral nectaries, and seeds (Bluthgen and Feldhaar 2010). The importance of plant-based resources in the diet of omnivorous ants is consistent with our finding that plant richness had a positive effect on the abundance of omnivorous ants.

We found no effect of the percentage of living-plant cover, which served as a proxy for plant biomass, on any trophic group. This is consistent with Scherber et al. (2010), who found that herbivore and omnivore abundances were positively related with plant richness but not with plant biomass. Because the percentage of living-plant cover was not associated with arthropod abundances, we infer that the effect of plant richness on arthropod groups was more likely due to niche diversity and complementarity rather than to resource abundance. In addition, the abundance of detritivores increased with the percentage of litter cover, likely because of increases in the availability of food and shelter.

Surprisingly, our study detected a negative effect of high- and low-strata plant richness on the abundance of predators. Malumbres-Olarte et al. (2013) found that the response to tussock cover differed among ground-active spider families and even among species within the Lycosidae family, which was the most represented spider

family in our study. Such inconsistent responses to plant characteristics among spiders, which represented 42% of the predator group, suggest that the global negative effect of plant richness on predators in the current study may have masked the positive response of the abundance of certain spider species. However, pitfall trapping reflects relative arthropod activities, which depend on population density and activity (Curtis 1980), rather than absolute abundances. Therefore, the global negative effect of plant richness on predators that we observed may also be explained by trapping bias. Higher plant species richness is expected to increase the structural complexity of vegetation, which may reduce the capacity or the need for predators to move to find shelter, mates, or food. Reduced movement may reduce trapping probability and lead to an underestimation of predator abundance. By manipulating the vegetation structure, Birkhofer et al. (2008) demonstrated that increasing vegetation complexity led to a decrease in the activity and abundance of ground-active spiders in a winter wheat field.

We found a positive, indirect bottom-up effect of the low strata plant richness on the abundance of omnivores and predators through the increase in the availability of alternative herbivore prey. In addition, predators seemed to benefit substantially from the detritivory pathway in that their abundance was positively related to the abundance of detritivores. A previous study showed that spiders, which were the second most abundant taxa within the predator group of the current study, can feed on both herbivory and detritivory pathways (Oelbermann et al. 2008).

Among the predaceous ants, which represented 45% of the predator group, 66% were *Ectatomma ruidum*. These large ants feed on herbivores, detritivores, and omnivores (Ibarra-Nunez et al. 2001) and are able to attack opilions and other large preys. This suggests that the negative effect of predator abundance on non-ant omnivore abundance was driven by intraguild predation of opilions by *Ectatomma ruidum*, especially given that those two taxa accounted for large proportions of their respective groups.

Our results support the hypothesis that the positive effects of vegetation on higher trophic levels are primarily driven by additional alternative prey rather than by structural complexity and highlight the potential role of plant-based resources on

natural enemies, especially on omnivorous ants (Landis et al. 2000; Wackers et al. 2007) .

#### II.4.2. Plant richness and the biological control of the banana weevil by natural enemies

Our results show that plant species richness is associated with a reduction of weevil abundance and corm damage, suggesting that the regulation of this pest might be enhanced by field-scale agroecosystem plant diversification. Such diversification may reduce pest abundance (Letourneau et al. 2011; Scherber et al. 2010; Symondson et al. 2002) through top-down effects associated with herbivore prey amplification and higher enemy abundance (Dassou et al. 2016; Letourneau et al. 2011; Poveda et al. 2008). However, we did not find a relationship between the abundance of *C. sordidus* adults and any potential natural enemy, i.e., we did not find evidence of top-down control of adults. In *C. sordidus*, the adult is cryptic and nocturnal and has a hard cuticle that may deter attack by predators (Koppenhöfer et al. 1992). Abera-Kalibata et al. (2006) searched for co-evolved natural enemies in the native region of *C. sordidus* but failed to find natural enemies that attacked adults. Adult suppression associated with plant species richness may rely on other predators or pathogens. Consistent with the resource concentration hypothesis (Root 1973), the abundance of *C. sordidus*, which is an oligophagous pest, decreased with the abundance of *Musa*. The negative relationship between plant species richness and *Musa* abundance in our study corroborates the role of host plant dilution in the regulation of weevil abundance.

Nevertheless, our results suggest that plant species richness enhance weevil corm damage regulation by promoting herbivorous and detritivorous preys and natural enemies that feed on immature stages of *C. sordidus*. Indeed, one may consider the damage score as a proxy for the incidence of immature stages (Carval et al. 2016). Researchers have reported that generalist predators consume banana weevil eggs and larvae (Abera-Kalibata et al. 2006; Koppenhöfer 1993a; Koppenhöfer et al. 1992; Mollot et al. 2012) and that ants consume the eggs of various pest species (Way and Khoo 1992).

In our study, the abundance of predators had a negative effect on the abundance of non-ant omnivores, which is likely a result of intraguild predation. Although intraguild predation may reduce predation on pests, this risk is thought to be relatively low (Chailleux et al. 2014; Rosenheim 2007). In the current study, intraguild predation did not disrupt biological control because non-ant omnivores did not contribute to the control of weevil damage.

Because susceptibility to weevil attack varies among *Musa* cultivars (Kiggundu et al. 2007; Ortiz et al. 1995), we would have expected to detect positive (or negative) effects of *Musa* richness on weevil abundance if the cultivars were more susceptible (or more resistant) than the phytometer. In our study, the absence of an effect of *Musa* richness on the abundance of adult weevils may have resulted from a low variability in the susceptibility to the pest among the cultivars or from the balancing effect of a combination of more susceptible and more resistant cultivars compared to the phytometer.

Consistent with previous studies (Gold et al. 2001; Vilardebo 1973), we found no relationship between weevil abundance and damage. This can be explained by the gap between the dispersal ability and lifespan of adults and immature stages and/or by the difference between the cumulative nature of the corm damage score, which integrates larval damage over time, and the punctual assessment of adult abundance.

## II.5. Conclusion

Our results are consistent with the idea that pest regulation in agroecosystems can be enhanced through field-scale plant diversification. More specifically, our results suggest how the plant community and soil cover affect banana weevil regulation in banana and plantain agroecosystems. Omnivorous ants and predatory arthropods (including predaceous ants) were the groups likely responsible for the control of *C. sordidus* damage through eggs or larvae predation. The predator group contained different sub-groups of arthropods but was dominated by spiders, ants, and coleopterans. Plant species richness did not directly promoted predator abundance, but indirectly, by supporting increases in omnivorous and herbivorous preys. Predators were also found to feed on detritivores, whose abundance was positively

related to the percentage of litter cover. Ground-dwelling spiders and carabids prefer open habitat patches for movement and foraging (Birkhofer et al. 2008) but also depend on the presence of plant diversified and litter patches as sources of prey. Omnivorous ants fed on detritivores and on plant-based resources, whose abundances positively depended on soil litter cover and plant richness, respectively. Additionally, bare soil has been shown to promote predation by ants (Jaffe et al. 1990). Finally, because the percentage of living-plant cover had no effect on any trophic group, we infer that plant richness rather than abundance is important for biological pest control. Thus, we suggest that future research should be conducted to evaluate the following three management strategies. First, the crop field should consist of a matrix that includes (i) plant-diversified patches that promote the abundance and diversity of alternative herbivore preys and plant-based resources; (ii) crop and non-crop litter patches to promote the abundance of alternative detritivore prey; and (iii) bare soil patches to promote predator and omnivore foraging. Second, the plant species within the plant-diversified patches should be carefully selected because (i) plants that produce extrafloral nectaries can enhance biological control (Rezende et al. 2014), and (ii) some plant species may be hosts of other polyphagous pests of the crop (Zehnder et al. 2007) including plant-parasitic nematodes (Quénéhervé et al. 2006). Third, according to our results and to the resource concentration hypothesis (Root 1973), farmers should reduce the planting density of the major cash crop(s) whenever it is economically viable and could compensate for the loss in production by planting other food crops or cash crops. Finally, the local fragmentation of habitats recommended here could be achieved with mixed systems that included annual, semi-perennial, and perennial crops.

## II.6. Acknowledgments

We thank Ignacio Rodriguez Arias for helping with tree determination and with sampling of arthropods. We thank Walter Rodriguez and Carlos Lynch from APPTA (Association of Small Producers of Talamanca) for linking us to Talamanca farmers and for technical assistance. We thank B. Jaffee for revising the English. CP's doctoral research was supported by CIRAD and was funded by the Project 'Use of

the biodiversity of Martinique to improve the functioning of agro-ecosystems' from E.U. FEDER (grant PRESAGE no. 33157).

### III. Ecological regulation of black leaf streak disease driven by plant richness in banana-based agroecosystem

#### Authors

Charlotte Poeydebat<sup>a, b</sup>, Philippe Tixier<sup>b, c</sup>, Luc De Lapeyre De Bellaire<sup>b</sup>, Dominique Carval<sup>a, b</sup>

#### Authors' affiliations

<sup>a</sup>CIRAD, UPR GECO, F-97285 Le Lamentin, Martinique, France

<sup>b</sup>CIRAD, UPR GECO, F-34398, Montpellier, France

<sup>c</sup>Departamento de Agricultura y Agroforesteria, CATIE, CR-30501, Turrialba, Costa Rica

**Keywords:** farmer fields, richness gradient, phytometer, structural equation modeling, regulation service, microclimate, epiphyllic microorganisms

**Abstract.** Black leaf streak disease (BLSD) is an important threat to banana crops. This foliar disease, which is caused by the fungus *Mycosphaerella fijiensis*, reduces plant photosynthetic capacity and yield, and causes premature fruit ripening. BLSD control relies on the costly and unsustainable use of fungicides. Ecological regulation of BLSD related to the diversity of the plant community at the field-scale has received little attention. We quantified the ecological regulation of BLSD parameters and determined which characteristics of the plant community were associated with this regulation. We monitored banana phytometers in plots in traditional banana-based agroforestry fields where BLSD was not chemically controlled. Within the plots, we characterized plant richness in three canopy strata, canopy openness, necrotic leaf removal, *Musa* abundance, and *Musa* richness. We also quantified the following five disease parameters: inoculum sources, spore abundance, lesion density, incubation time, and the area under the disease progression curve. Structural equation modeling was used to identify regulatory mechanisms. The results showed that disease parameters were regulated in the field but that the most effective regulation occurred before lesion formation. The regulation was mainly related to plant richness in the stratum between 1.5 and 5m high, which is where *Musa* crowns mainly develop. A barrier effect rather than a dilution effect more likely limited spore abundance. The potential effect of plant richness on leaf-scale microclimate variability was likely involved in the regulation of incubation time and lesion density. The potential enhancement of epiphyllic microorganisms associated with plant richness increase may have contributed to the regulation of *M. fijiensis* during epiphyllic growth and in the regulation of lesion density. By managing the plant community at the field-scale, banana farmers may be able to foster ecological regulation of BLSD as an alternative to chemical control.

### III.1. Introduction

Bananas are widely grown in the tropical rain-fed regions of Africa, Asia, and Latin America, and their cultivation involves two main types of cropping systems: (i) the cultivation of a single cultivar of dessert banana for exportation (*Musa acuminata*, AAA, Cavendish subgroup) and (ii) the cultivation of a broader range of dessert or cooking cultivars for local use (Stover and Simmonds 1987). Bananas in both types of cropping systems are subject to black leaf streak disease (BLSD), which is one of the most important threats to banana and plantain crops and therefore to worldwide food security (Jones 2000; Pennisi 2010). This foliar disease, which is caused by the ascomycetous fungus *Mycosphaerella fijiensis*, reduces plant photosynthetic capacity and crop yield (Mobambo et al. 1993) and also reduces fruit quality by causing premature ripening, which is a major constraint for crops grown for export (de Lapeyre de Bellaire et al. 2010). In export banana cropping systems, this quality reduction can result in complete crop loss and is mainly prevented by the repeated and costly use of fungicides (Churchill 2011; Marin et al. 2003). The application of fungicides for BLSD control in intensive cropping systems, which represents the largest fraction of pesticide use in the humid tropics, has created many economic and environmental problems (de Lapeyre de Bellaire et al. 2010; Risède et al. 2010). In addition, chemical control is unsustainable in the many countries where fungicide-resistant populations of *M. fijiensis* have been detected (de Lapeyre de Bellaire et al. 2009). Another limitation for control of BLSD with fungicides concerns smallholder farmers, who mostly grow bananas for local markets; such growers generally cannot afford fungicides and often experience BLSD-caused crop losses ranging from 20 to 50% (Mobambo et al. 1993; Stover 1983). It follows that alternative methods of BLSD control are needed for bananas grown for both export and local consumption.

*Mycosphaerella fijiensis* forms two types of propagules: conidia through asexual reproduction and ascospores through sexual reproduction (Meredith and Lawrence 1969). The BLSD cycle begins when ascospores or conidia settle on the leaf surface. After a short period of epiphylllic growth (2–3 days), germ tubes penetrate the leaf stomata (Fouré and Moreau 1992) (Fig. 1). Under optimal environmental conditions, the first symptoms appear on susceptible cultivars after

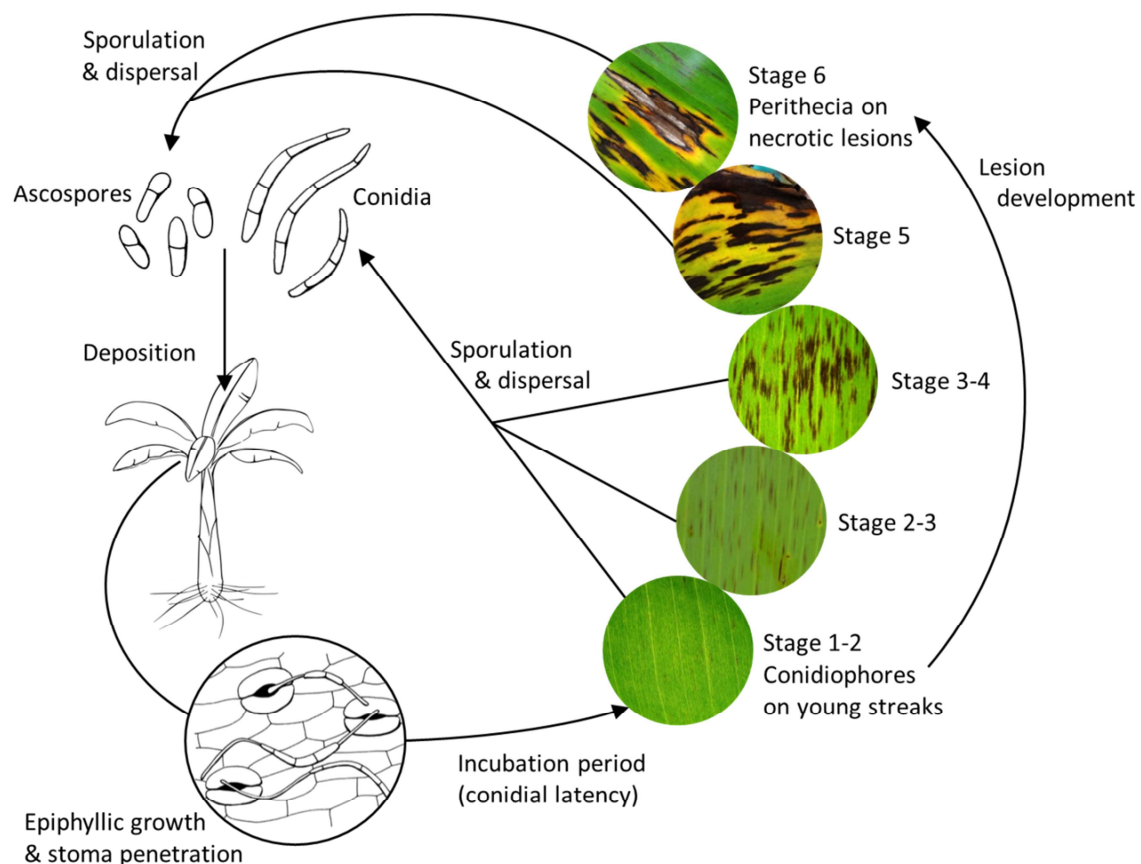


10–14 days (Marin et al. 2003); the time between infection and the appearance of first symptoms is termed the incubation period. The symptoms then gradually evolve from small brown streaks (stage 1) to necrotic spots (stage 6). Conidia are produced on young streaks and are water or wind-dispersed for very short distances (Rieux et al. 2014). The time between the infection and the beginning of the production of conidia is termed the conidial latency and in the case of *M. fijiensis* it corresponds to the incubation period. Ascospores are produced at later stages (necrotic stages) and are wind-dispersed after perithecia burst following rainfall events (Gauhl 1994). Ascospores are dispersed farther than conidia (Rieux et al. 2014). The following processes in BLSD development are greatly influenced by temperature, humidity, and leaf wetness: germination and mycelial growth (Jacome et al. 1991); incubation period and symptom development (Fouré and Moreau 1992; Jacome and Schuh 1992); and sporulation (Fouré 1982; Gauhl 1994; Jacome and Schuh 1993).

Although banana fields cultivated by smallholders for local markets often contain plants other than banana, little attention has been paid to how the richness of the plant community at the field-scale contributes to the ecological regulation of BLSD. By ecological regulation, we mean the limitation in disease resulting from ecological processes arising from plant community characteristics or physical management (excluding the application of fungicides). A previous study reported that intercropping with cassava did not substantially affect BLSD incidence and severity (Emebiri and Obiefuna 1992), while other studies showed that shading provided by overstory trees could reduce disease severity (Calpouzos 1955; Norgrove and Hauser 2013). However, the relationships between plant richness and BLSD development parameters have not been studied. Other studies have suggested that fungal diseases in general could be regulated through (i) structural characteristics of the plant community (such as canopy structure) and (ii) compositional characteristics, particularly the composition of the plant community in terms of hosts, non-hosts, and the variable susceptibility among hosts (Boudreau 2013; Newton et al. 2009; Tivoli et al. 2013). Canopy structure might affect environmental conditions on leaves and thereby affect spore germination, infection, and the incubation period (Sahile et al. 2008). The phyllosphere microbial community could also be influenced by canopy structure

and community composition (Newton et al. 2009) and could reduce the epiphylllic growth of the pathogen and therefore reduce infection (Ceballos et al. 2012). Canopy structure might also influence inoculum interception by leaves (Schoeny et al. 2008) and physical properties favoring spore dispersal like wind turbulence or rain splashes (Boudreau 2013; Tivoli et al. 2013). The introduction of non-host plants directly affects disease epidemics by limiting inoculum sources and spore propagation via host dilution and barrier effects (Mundt 2002).

In this study, we monitored banana phytometers in field plots distributed along a gradient of plant richness. Our first objective was to assess field-scale ecological regulation of different stages in the BLSD cycle. Our second objective was to identify the characteristics of the composition or the management of the plant community underlying the ecological regulation. Finally, we discuss the underlying ecological mechanisms as well as practical implications for plant community management aiming at optimizing BLSD regulation.



**Figure 1.** Epidemic cycle of the black leaf streak disease (BLSD) caused by the airborne ascomycetous fungus *Mycosphaerella fijiensis*.

## III.2. Methods

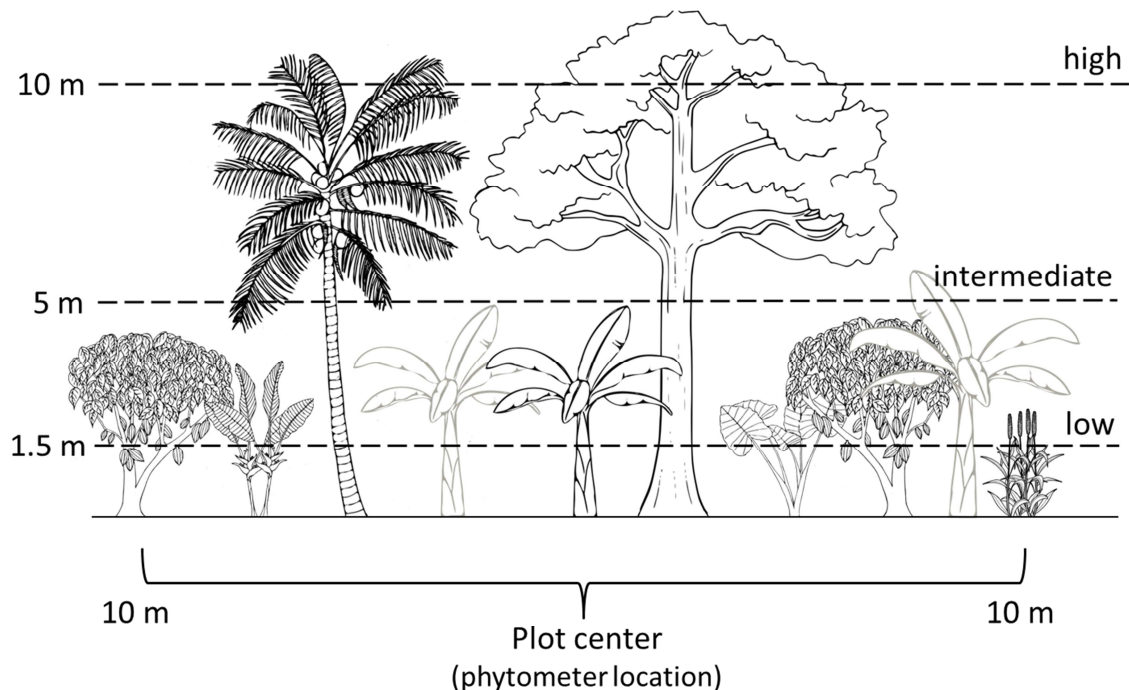
### III.2.1. Study region and agroecosystem characterization

We conducted a field study in farmer fields located in the Talamanca Reserve (9°00'- 9°50' N, 82°35' – 83°05' W), Costa Rica, between July 2014 and January 2016. The mean annual temperature and air relative humidity measured between August 2014 and July 2015 at several points within our sampling zone were  $24.9 \pm 1.2$  °C and  $91.2 \pm 6.1\%$ , respectively. The mean annual rainfall in the Talamanca Reserve is about 3500 mm (Deheuvels et al. 2012). The tropical humid conditions of this area are conducive to BLSD (Gauhl 1994; Jacome and Schuh 1992). The area has alluvial soils or Ferrisols that are derived from volcanic materials (Winowiecki 2008). In the Talamanca Reserve, plantains and bananas are grown in long-cycle shifting cultivation systems under remnant forest trees and without the use of agrochemicals. These agroforestry fields are generally long-established and contain several *Musa* genotypes. Plant diversity in these fields is variable (Somarriba and Harvey 2003), and non-*Musa* plants can include forest trees, cultivated trees (e.g., cocoa and citrus trees), medicinal plants, weeds, and ground crops (e.g., cassava and taro). We selected eight plant-diversified banana-based fields in which farmers never applied fungicides for BLSD control. The only control method used by certain farmers was the prophylactic removal of necrotic leaves. To account for the effect of this practice on the disease, we expressed the annual frequency of necrotic leaf removal in terms of a leaf removal index. All eight fields were located within a 5-km radius and were therefore exposed to very similar regional and landscape conditions.

We used BLSD-susceptible banana plants (*Musa acuminata* triploid AAA, Cavendish subgroup, Grande Naine cultivar; Fouré et al. 1990) as phytometers (provided by AgriBio, Costa Rica); these were obtained by *in vitro* propagation, which limited the genetic variation among plants. A total of 68 phytometers were distributed in the eight farmer fields. Each phytometer was located in the center of a 10-m-radius circular plot that was considered the sampling unit. Plot locations were chosen to make the best use of within-field heterogeneity to cover a wide gradient of plant community complexity. Each phytometer was placed

1.5m distant from an existing banana plant. Within one field, adjacent phytometers were at least 20 m apart so that two plots never overlapped.

To assess canopy openness directly above the phytometer in each plot, we photographed a 180°-hemispherical area of the canopy above the phytometer using a camera with a fisheye lens (Nikon® NC-E8 Fish-Eye Converter). The camera was oriented skyward and was maintained horizontally just above the phytometer foliage. The hemispherical photographs were analyzed using the Gap Light Analyzer (GLA Version 2.0) image processing software (Frazer et al. 1999).



**Figure 2.** Representation of the three height strata in which plant richness was separately assessed within a plot. The darker banana tree represents the phytometer located in the center of the 10-m-radius circular plot.

In each plot, we identified the genotype of each banana tree and measured its distance to the phytometer. We calculated *Musa* abundance and richness. In addition, each non-*Musa* plant rooted within the plot was assessed for height and was identified based on recent literature (Gargiullo et al. 2008) and local knowledge. When a species remained unidentifiable, it was designated as a morphospecies according to its morphology; this enabled the calculation of richness. The plant community was subdivided into three height strata: i) a low stratum, ranging from 1.5 to 5m high, ii) an intermediate stratum, ranging from 5

to 10m high, and iii) a high stratum, above 10m high (Fig. 2); we did not consider plants below 1.5m high in this study. Non-*Musa* plants between 1.5 and 5m high were assumed to directly affect the leaves of banana plants (which develop in this height range) in terms of microclimate, wind turbulence, microbial community, and lateral transport of inoculum. Plants in the upper strata may affect banana plants on a larger scale than plants in the low-stratum because of their larger size and because they may have architectural traits that affect vertical spore transportation, rainfall interception, shading, and wind turbulence at the plot-scale. A plant was considered to belong to a given stratum when the center of its crown was located between the lower and upper height limit of the stratum. In each stratum, non-*Musa* plant richness was calculated as the total number of species.

### III.2.2. Disease cycle monitoring

As described in the following sections, we determined the level of local inoculum sources, the number of spores reaching the phytometer foliage, the duration of the incubation period, and the density of lesions on a phytometer leaf. We also determined the necrotic leaf area on each phytometer at several times during the experiment to obtain a disease progression curve for each phytometer.

#### III.2.2.1 Level of local inoculum sources (IS)

The ascospore is the most important type of spore for *M. fijiensis* dispersal (Rieux et al. 2014). Because *M. fijiensis* ascospores are produced on necrotic leaves (Burt et al. 1999), the number of necrotic leaves on a banana tree was used to indicate that tree's importance as a source of ascospores. Susceptibility to BLSD was expected to vary among *Musa* genotypes (Fouré et al. 1990; Meredith and Lawrence 1970). In each plot, we determined the number of necrotic leaves of each *Musa* genotype present by sampling one to three specimens of each genotype (according to the abundance in the plot), and averaging values when more than one specimen were sampled. We assumed that banana trees from a given genotype in a given plot had the same number of

necrotic leaves. We also assumed that the infectious potential of a given banana tree depended on its distance to the phytometer because the probability that a spore settles on a target host decreases with distance (Rieux et al. 2014). Therefore, we calculated the level of local inoculum sources (IS) as the sum of the ratios between the number of necrotic leaves and the distance (d) to the phytometer of all the banana trees in the plot.

#### III.2.2.2 Spore abundance (SA)

To assess the abundance of spores that could reach the phytometer foliage (as compared to the level of local inoculum sources), we used a trap plant (a young banana plant obtained from *in vitro* micro-propagation and of the same genotype as the phytometer) from which we had removed all leaves except the youngest one (to eliminate the possibility of self-inoculation). We placed this trap plant on top of a 2-m-high stake directly above the phytometer on the day the leaf began to unfurl (i.e., stage B; Brun, 1963). After 7 days in the plot, the trap plants were removed from the field and were placed under 70% artificial shading in individual, transparent polyethylene plastic bags that enabled gas exchange. This eliminated the possibility of new infections and provided conditions (high humidity and leaf wetness) that were conducive for conidia and ascospores to infect and produce lesions. We monitored the trap plants daily to detect lesion apparition and assess incubation period. After twice the duration of the incubation period minus 2 days (Rieux et al. 2014), we counted the number of stage 1 or 2 lesions (Fouré 1985) on the trap plant leaf. We divided this number of lesions by the leaf area and the number of days the leaf was exposed to spores in the field (which was always 7 days) to determine the number of lesions per leaf area unit per exposure day. This provided an estimate of the density of lesions that should be observed on the phytometer leaves in the absence of factors that limit the disease in the field. We refer to this variable as spore abundance (SA). Unexposed young plants were directly placed in the post-exposition conditions (under shading in plastic bags) and monitored to control for absence of new infections after removal from the plot.

### III.2.2.3 Incubation period on phytometers (IP)

In August 2015, we began monitoring the youngest leaf of each phytometer at stage B (Brun 1963) to assess the duration of the incubation period and the number of spores developing into lesions under field conditions. The duration of the incubation period was assessed as the number of days between the first day the monitored leaf was exposed to spore deposition (i.e., stage B; Brun, 1963) and the day that the first stage 1 lesions (Fouré 1985) appeared (Fouré 1982).

### III.2.2.4 Lesion density on phytometers (LD)

At a time corresponding to twice the duration of the incubation period minus 2 days (Rieux et al. 2014), we counted the number of lesions on the phytometer's monitored leaf. At this time, spores of the first generation present on the leaf were assumed to have germinated while spores of later generations were assumed not to have formed new lesions. We divided the number of lesions by the leaf area to obtain the density of lesions on each phytometer. We then divided the density of lesions by the duration of the incubation period to account for the relationship between time of exposure and number of deposited spores. Therefore, the density of lesions was expressed as the number of lesions per unit leaf area per exposure day.

### III.2.2.5 Disease severity

The necrotic leaf area (NLA) of each phytometer was assessed at several times (from two to six times according to the duration of the monitoring period of the phytometer) during the study as the total area of leaves ( $\text{m}^2$ ) covered with necrosis. We calculated the cumulated NLA over time from the beginning to the end of the phytometer monitoring period, and characterized the disease progress curve, i.e., the curve of NLA cumulated over time. We calculated the area under the disease progression curve (AUDPC), expressed as  $\text{m}^2 \cdot \text{days}$ , as a measure of disease severity (Donzelli and Churchill 2007). Thirteen phytometers died before the end of the study because of harsh conditions (especially in terms of light

competition) and therefore had different monitoring period lengths. For comparison purposes, we divided the AUDPC by the number of days of the monitoring period. We refer to this variable as  $AUDPC_t$  or disease severity and it was expressed as  $m^2$  of necrotic leaf.

### III.2.3. Assessment of BLSD regulation

We quantified the regulation of BLSD in terms of four parameters. First, we assessed the regulation of spore abundance by comparing the spore abundance (SA) to the level of inoculum sources (IS). To do so, we fitted an  $y=ax/(b+x)$  envelope-curve to the subsample of points “enveloping” the scatter plot of spore abundance vs. level of inoculum sources. This subsample of points was obtained by selecting for each x-value the highest y-value, only if  $y_x$  was superior to  $y_{x-1}$ . The envelop-curve represented the potential spore abundance that could be expected for each level of local inoculum sources according to our data. For each phytometer, the regulation of spore abundance was calculated as the difference between observed spore abundance and the potential spore abundance according to the envelop curve. Second, we assessed the regulation of infection efficiency as the difference between the lesion density on the phytometer (LD) and the spore abundance (SA), both expressed as the density of lesions per exposure day. Third, we assessed the regulation of incubation time as the difference between the duration of the incubation period observed on the trap plant under controlled, conducive conditions and the duration of the incubation period observed on the phytometer under plot conditions (IP). Fourth, we assessed the regulation of disease severity by comparing the observed  $AUDPC_t$  to the observed lesion density (LD). Following the same procedure as above, we fitted an  $y=a*\log(bx)$  envelope-curve to the subsample of points “enveloping” the scatter plot of  $AUDPC_t$  vs. lesion density (LD). For each phytometer, the regulation of disease severity was assessed by calculating the difference between observed  $AUDPC_t$  and potential  $AUDPC_t$  expected according to the envelop-curve. For each BLSD parameter, we standardized the measures of regulation by dividing them by the maximal value and we averaged all the standardized measures to obtain a mean standardized regulation value.



**Table 1.** List of sub-models constituting the structural equation model that was used to investigate the relationships between BLSD parameters and the composition and the management of the plant community. IS: level of inoculum sources; SA: spore abundance; IP: incubation time; LD: lesion density; AUDPC<sub>t</sub>: area under the disease progression curve (number of necrotic leaves vs. time) divided by the duration of the monitoring period; MR: *Musa* richness; MA: *Musa* abundance; NLR: necrotic leaf removal index; CO: canopy openness; LSR: low-stratum plant richness; ISR: intermediate-stratum plant richness; HSR: high-stratum plant richness.

#### SEM sub-models

Response variable	Explanatory variables
IS	$MR^1 + MA^2 + NLR^3 + CO^{4,8} + LSR^{5,6,7,8} + ISR^{5,6,7,8} + HSR^{5,6,7,8}$
SA	$IS^9 + CO^{4,10} + LSR^6 + ISR^6 + HSR^6$
IP	$SA^{11} + CO^{4,8} + LSR^{5,8} + ISR^{5,8} + HSR^{5,8}$
LD	$SA^{12} + CO^{4,8} + LSR^{5,7,8} + ISR^{5,7,8} + HSR^{5,7,8}$
AUDPC <sub>t</sub>	$LD^{11} + IP^{13} + CO^{4,8} + LSR^{5,6,7,8} + ISR^{5,6,7,8} + HSR^{5,6,7,8}$

#### SEM *a priori* hypotheses

##### Mechanisms

##### References

- <sup>1</sup> Because sensitivity to BLSD differs among *Musa* genotypes, *Musa* richness will reflect the heterogeneity of the cultivar mix in terms of sensitivity and determine the level of inoculum sources in a plot. Meredith and Lawrence, 1970; Fouré *et al.*, 1990
- <sup>2</sup> *Musa* abundance is associated with host dilution effects. Root, 1973; Mundt, 2002
- <sup>3</sup> Removing necrotic leaves responsible for spore production will limit the inoculum sources. Marin *et al.*, 2003; Gauhl, 1994
- <sup>4</sup> Canopy openness can reduce BLSD severity by affecting microclimate and air and water dynamics. Calpouzoz, 1955; Mouen Bedimo *et al.*, 2010; Norgrove and Hauser, 2013; Mariño *et al.*, 2016
- <sup>5</sup> Plant richness is associated with canopy structure heterogeneity and therefore can affect the microclimate at field and leaf scales. Pincebourde and Woods, 2012; Costes *et al.*, 2013; Seidelmann *et al.*, 2016
- <sup>6</sup> Plant richness is associated with canopy structure heterogeneity and therefore can affect spore dispersal through spore interception and modification of within-canopy air currents. Boudreau *et al.*, 2013; Costes *et al.*, 2013; Tivoli *et al.*, 2013
- <sup>7</sup> Plant richness is associated with the diversity of leaf substrates and subsequently the diversity of epiphyllic microorganisms that can have antagonistic interactions with *M. fijiensis* during its epiphyllic growth. Meredith, 1970 ; Beveraggi, 1992; Ceballos *et al.*, 2012; Pincebourde and Woods, 2012
- <sup>8</sup> Microclimate affects germination, mycelial growth, incubation time, and symptom development. Jacome *et al.*, 1991; Fouré and Moreau, 1992; Jacome and Schuh, 1992
- <sup>9</sup> Spore abundance is directly and positively related to the level of inoculum sources. Gauhl, 1994; Burt *et al.*, 1999
- <sup>10</sup> Microclimate affects sporulation. Fouré 1982; Jacome and Schuh, 1993; Gauhl, 1994
- <sup>11</sup> Lesion development accelerates with the density of spores deposited on the leaf. Fouré *et al.*, 1984; Fouré and Moreau, 1992
- <sup>12</sup> Lesion density directly depends on the abundance of spores reaching the foliage.
- <sup>13</sup> Disease severity will be influenced by the duration of the infection period (i.e., necrotic formation is correlated to incubation period) Fouré and Moreau, 1992

### III.2.4. Plant community characteristics related to BLSD regulation

We investigated the potential effects of (i) plant richness in different height strata, (ii) canopy openness, (iii) *Musa* richness, (iv) *Musa* abundance, and (v) necrotic leaf removal frequency on the BLSD parameters (IS, SA, IP, LD, and AUDPC<sub>t</sub>) at the field scale. We built a structural equation model (SEM) composed of five linear mixed sub-models describing the sequential relationships among the disease parameters as well as the potential effect of regulatory factors on these parameters based on hypothetical mechanisms (Table 1). For normally distributed data, we used the *lme* function (*nlme* R package, Pinheiro *et al.*, 2017). When response variables were non-normally distributed and overdispersed, we used the *glmmPQL* function (*MASS* R package; Venables and Ripley, 2002) to fit a quasi-mixed model (Bolker *et al.* 2009). Although we emphasized local-scale processes, we accounted for field-scale determinism; for example, we accounted for field management history by introducing a field factor as a random intercept effect in all sub-models, except for the duration of the incubation period. In the latter case, we hypothesized that microclimate and especially leaf wetness would affect the duration of the incubation period (Jacome and Schuh 1992). To test for the effect of such unmonitored microclimate conditions, we introduced the phytometer factor as a random intercept effect. Finally, we tested the validity of the overall structural model against our data.

Because the application of traditional SEM is restricted to normally distributed data, we used the generalized piecewise SEM approach (*piecewiseSEM* R package; Lefcheck 2016), which includes a larger range of distributions (Shipley 2009). Goodness-of-fit of the overall model was evaluated using Shipley's test of direct separation (Shipley 2009). According to this method, the model is considered to be consistent with the data when no significant relationships among unconnected variables are omitted (Shipley 2000).

All statistical analyses were performed with R 3.2.3 (R Development Core Team, 2015) and with an alpha level of 0.05.

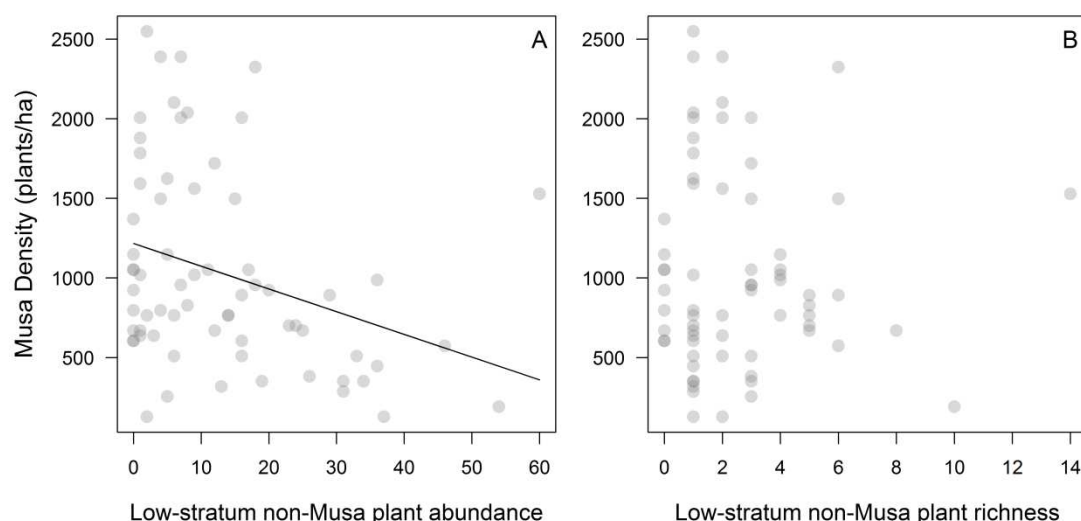
**Table 2.** Names and abundances of non-*Musa* plant families and of *Musa* genotypes in the experimental plots during the study. Abundances are totals for 68 plots in eight fields.

Stratum	Non- <i>Musa</i>		<i>Musa</i>	
	Family	Number of plants	Genotype	Number of plants
Low	<i>Sterculiaceae</i>	541	Gros Michel (AAA)	1095
	<i>Poaceae</i>	65	Plantain (AAB)	619
	<i>Arecaceae</i>	35	Quadrado (ABB)	197
	<i>Myrtaceae</i>	32	Lacatan (AAA)	76
	<i>Agavaceae</i>	32	Primitivo (AA)	39
	<i>Fabaceae</i>	24	Chopo Colorado (AAA)	27
			Chopo Blanco (AAA)	19
			Cavendish (AAA)	19
	<i>Urticaceae</i>	16	Cocori	12
	<i>Rutaceae</i>	10	Balbisiana (BB)	12
	<i>Euphorbiaceae</i>	9	unidentified	2
	<i>Caricaceae</i>	6		
	<i>Sapindaceae</i>	4		
	<i>Araceae</i>	4		
	<i>Boraginaceae</i>	2		
	<i>Lauraceae</i>	1		
	<i>Malvaceae</i>	1		
	<i>Anacardiaceae</i>	1		
	unidentified	83		
	total	888	total	2117
Intermediate	<i>Fabaceae</i>	15	Gros Michel (AAA)	43
	<i>Sterculiaceae</i>	12	Chopo Blanco (AAA)	2
	<i>Caricaceae</i>	8		
	<i>Boraginaceae</i>	8		
	<i>Anacardiaceae</i>	5		
	<i>Rutaceae</i>	4		
	<i>Cecropiaceae</i>	1		
	<i>Lauraceae</i>	1		
	<i>Malvaceae</i>	1		
	<i>Meliaceae</i>	1		
	unidentified	122		
	total	178	total	45
High	<i>Boraginaceae</i>	61		
	<i>Fabaceae</i>	13		
	<i>Malvaceae</i>	9		
	<i>Anacardiaceae</i>	6		
	<i>Euphorbiaceae</i>	6		
	<i>Arecaceae</i>	4		
	<i>Cecropiaceae</i>	3		
	<i>Moraceae</i>	2		
	<i>Combretaceae</i>	1		
	<i>Lauraceae</i>	1		
	unidentified	8		
	total	114		

### III.3. Results

#### III.3.1. General description of the plant community in the plots

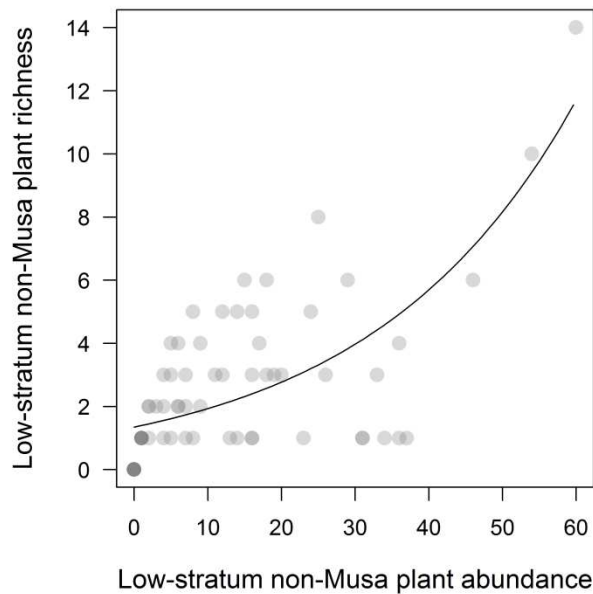
The names and abundances of the plant families and *Musa* genotypes in the three height strata of the plots are provided in Table 2. More details about the species in the plots are provided in Table S1 in Supplementary Materials. The *Sterculiaceae* family, exclusively represented by *Theobroma cacao*, was the most abundant plant group after *Musa*, especially in the low stratum. Total non-*Musa* plant richness varied from 0 to 16 species per plot and was on average  $4.9 \pm 3.1$  species. *Musa* density ranged from 127 to 2548 plants per hectare and was negatively related to the abundance (linear regression p-value = 0.0082;  $R^2 = 0.09$ ) but not the richness (linear regression p-value = 0.89) of plants from other taxa in the low stratum (Fig. 3). The richness and abundance of non-*Musa* plants in the low stratum were positively related (Poisson linear regression p-value < 0.001, 37% of variance explained) (Fig. 4). As indicated by the numbers of necrotic leaves, the susceptibility to BLSD varied among *Musa* genotypes (Table 3).



**Figure 3.** Relationships between *Musa* density and (A) low-stratum (1.5 to 5m high) non-*Musa* plant abundance (linear regression  $y = -14.27x + 1216.81$ ; fixed effect p-value = 0.0082;  $R^2 = 0.09$ ) and (B) low-stratum non-*Musa* plant richness (non-significant linear regression; p-value = 0.89).

**Table 3.** Numbers of BLSD necrotic leaves (NNL) on *Musa* genotypes. Mean calculation accounts for the measures of NNL realized in all plots for a given genotype.

<i>Musa</i> genotype	Number of necrotic leaves (mean $\pm$ SD)
Chopo Colorado	7.4 $\pm$ 1.9
Gros Michel	6.9 $\pm$ 3.6
Cavendish	6.1 $\pm$ 3.0
Plantain	5.9 $\pm$ 3.2
Lacatan	5.3 $\pm$ 3.9
Cocori	5.1 $\pm$ 2.2
Chopo Blanco	4.4 $\pm$ 2.9
Primitivo	3.3 $\pm$ 2.3
Quadrado	1.5 $\pm$ 0.5



**Figure 4.** Relationship between low-stratum (1.5 to 5m high) non-*Musa* plant richness and abundance. The line represent the Poisson linear regression; intercept estimate = 0.37 (p-value = 0.002); effect estimate = 0.12 (p-value < 0.001); null deviance = 145.5; residual deviance = 91.3; explained deviance = 54.2 (37%).

### III.3.2. Assessment of BLSD regulation

For a given level of inoculum sources (IS), spore abundance (SA) was always lower than the potential spore abundance expected from the envelope-curve (Fig. 5A). No lesions formed on the unexposed control plants, indicating that no new infections occurred after trap plants were removed from the plots. The density of lesions observed on the phytometer (LD) was always lower than the spore abundance (SA) (Fig. 5B). The incubation period assessed on the phytometers under plot conditions was generally longer than on trap plants under optimal conditions (Fig. 5C). For a given lesion density, the AUDPC<sub>t</sub> was generally lower than the potential AUDPC<sub>t</sub> expected from the envelope-curve (Fig. 5D). On average, spore abundance was reduced by  $0.32 \pm 0.25$  spores per leaf cm<sup>2</sup> per exposure day ( $2.14 \pm 1.75$  spores per leaf cm<sup>2</sup> per week) as compared to the abundance of spores that was expected according to the envelope curve. Infection efficiency was reduced by  $0.44 \pm 0.29$  lesions per leaf cm<sup>2</sup> per exposure day ( $3.08 \pm 2.03$  spores per leaf cm<sup>2</sup> per week) as compared to the abundance of spore deposited on the phytometer foliage. Incubation time was  $7.14 \pm 5.10$  days longer on the phytometers under plot conditions than on trap plants under optimal conditions. Disease severity was reduced by  $36.16 \pm 16.54$  m<sup>2</sup> of necrotic leaf area on average as compared to the expected disease severity based on lesion density. The mean standardized values of regulation were positive for all disease parameters (Fig. 6).

### III.3.3. Plant community characteristics related to BLSD regulation

Our structural model fit the data well (Fischer's C statistic = 42.73, Chi-squared test p-value = 0.145), and seven of the 28 tested relationships were significant (Fig. 7). The level of inoculum sources (IS) was negatively related to the necrotic leaf removal index (standardized path coefficient =  $-1.53 \pm 0.20$ , p-value < 0.001) and positively related to *Musa* abundance (standardized path coefficient =  $2.39 \pm 0.26$ , p-value < 0.001). Plant richness, *Musa* richness, and canopy openness were not related to IS. SA was negatively related to the plant richness of the low stratum only (standardized path coefficient =  $-1.36 \pm 0.58$ , p-value = 0.022) and positively related to IS (standardized path coefficient =  $1.10 \pm 0.35$ , p-value =

0.003). The duration of the incubation period (IP) was positively related to low-stratum plant richness (standardized path coefficient =  $0.55 \pm 0.21$ , p-value = 0.014) and negatively related to the density of lesions (LD) (standardized path coefficient =  $-2.41 \pm 1.13$ , p-value = 0.039). The comparison of marginal (0.20) and conditional (0.90) R-squared values of the incubation time sub-model showed that 70% of the variability in incubation time was explained by the phytometer random intercept effect.  $AUDPC_t$  was negatively related to the density of lesions (standardized path coefficient =  $-1.39 \pm 0.62$ , p-value = 0.032). Otherwise, BLSD parameters were unrelated to each other. The variance of the field random effect was low in all sub-models (see Fig. 7). The variance and standard-deviation of the phytometer random effect in the incubation time sub-model were  $22.14 \pm 4.71$ .

### III.4. Discussion

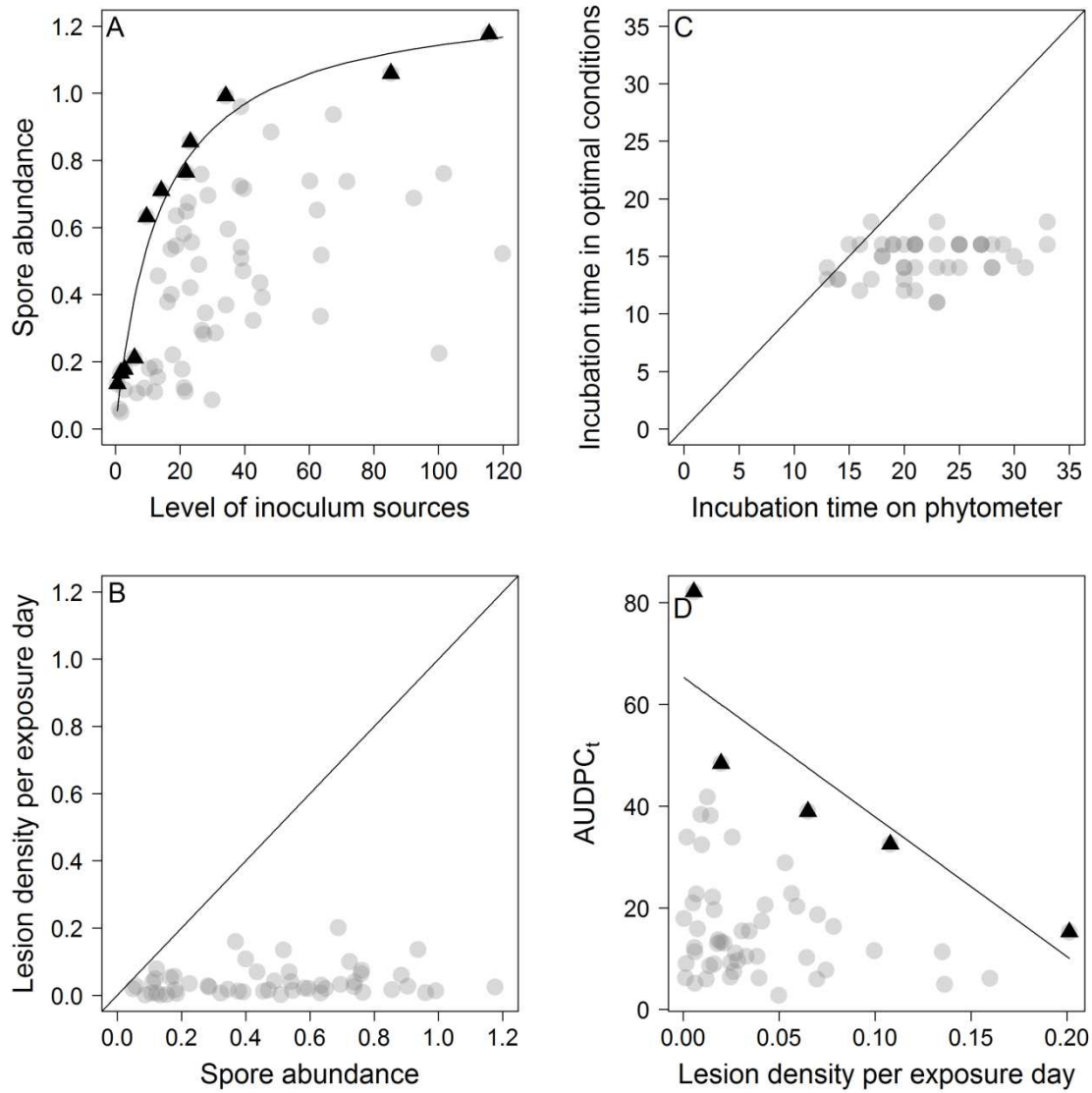
Although ecological regulation of BLSD has been previously reported (Norgrove and Hauser, 2013), the current study is the first to document field-scale ecological regulation of the following BLSD parameters: level of inoculum sources, spore abundance, incubation time, infection efficiency, and disease severity. Moreover, we identified the plant community characteristics associated with the regulation and quantified their effects on the parameters.

As expected, the level of inoculum sources reflected *Musa* abundance and the frequency of necrotic leaf removal. Our finding that necrotic leaf removal reduces inoculum is consistent with previous reports (Marin et al. 2003) and is reasonable because necrotic leaves can generate ascospores for up to 6 months (Gauhl 1994). If necrotic leaves are removed, we suspect that the contribution of host dilution (i.e., reduction of *Musa* abundance) to disease regulation would be substantially reduced. Although the susceptibility to BLSD varied among *Musa* genotypes, *Musa* richness did not determine the level of local inoculum sources. The most common *Musa* genotypes in our plots (Gros Michel and Plantain) are very susceptible to BLSD (Fouré *et al.*, 1990; Meredith and Lawrence 1970; Table 2), and other more resistant genotypes were perhaps too scarce in the

plots to substantially affect the level of BLSD inoculum sources. Further investigations are required to determine the response of the disease to genotype mixing.

We found that the abundance of spores reaching the foliage of a phytometer was determined by the level of nearby (within 10 m) inoculum sources. This was confirmed by comparing spore abundance measured on trap plants placed in field conditions before or after necrotic leaf removal in a subset of the plots (Table S2 in Supplementary Materials). Moreover, on a commercial export banana farm where we conducted the same study, the application of fungicides drastically reduced the level of local inoculum sources (Fig. S1 in Supplementary Materials). On this commercial farm, the abundance of spores reaching the trap plants (no fungicides were applied while the trap plants were in the plots) were also very low, suggesting that long-distance dispersal was not important. Together, those results show that local inoculum sources (sources of conidia and ascospores) may be more important than more distant inoculum sources in determining the abundance of spores reaching the foliage of a focal plant, which is contrary to the inferences of (Burt et al. 1998). Our finding confirmed that it was relevant to search for factors regulating BLSD at a field-scale.





**Figure 5.** Plots of (A) spore abundance (SA) vs. the level of inoculum sources (IS); (B) lesion density per exposure day (LD) vs. spore abundance (SA), both expressed as density of lesions per exposure day; (C) incubation time under optimal conditions determined on the trap plants vs. incubation time under field conditions determined on the phytometers (IP), both expressed as number of days; and (D) area under the disease progression curve (number of necrotic leaves vs. time) divided by the duration of the monitoring period (AUDPC<sub>t</sub>) vs. lesion density per exposure day (LD). The curved line in (A) is the  $y=ax/(b+x)$  envelop-curve of the scatter plot fitted on the black triangle points subsample. The diagonal lines in (B) and (C) represent the 1:1 lines. The line in (D) is the  $y=ax+b$  envelop-curve of the scatter plot fitted on the black triangle points subsample. The subsample of points used to fit the envelop curves (black triangles) in (A) and (D) were obtain by selecting the highest y value for each x value only if  $y_x$  was superior to  $y_{x-1}$  or only if  $y_x$  was superior to  $y_{x+1}$ , respectively. In (A) and (D), the envelop-curves respectively correspond to the potential spore abundance for a given level of inoculum sources and the potential AUDPC<sub>t</sub> for a given lesion density.

Plant richness in the 1.5 to 5m high stratum was negatively related to spore abundance. This suggests that plant richness within this height range supported local ecosystem processes that reduced the propagation of *M. fijiensis* spores. Plant-diversified ecosystems can reduce plant pathogen dispersal because of (i) increased distances between hosts and reduced connectivity between hosts' foliage, i.e., dilution effects (Mundt 2002; Root 1973); (ii) increased probability of spore interception, i.e., a barrier effect; and (iii) increased heterogeneity of the within-canopy wind patterns that affect airborne spore dispersal (Boudreau 2013; Costes et al. 2013; Tivoli et al. 2013). Although a dilution effect could have been associated with *Musa* abundance, our results showed that higher non-*Musa* plant richness was associated with a higher abundance of non-*Musa* plants but not necessarily with a lower abundance of *Musa* plants, suggesting that the regulation of BLSD spore abundance by plant richness was better explained by barrier or wind pattern effects than by a host dilution effect. Barrier effects or alteration of wind patterns in intercropping systems have previously been observed for the airborne fungus *Alternaria solani*, which causes tomato early blight (Gómez-Rodríguez et al. 2003). Disentangling barrier and wind-pattern effects is difficult in complex plant-diversified agroecosystems (Boudreau 2013). Higher canopy plant richness may also be associated with a higher canopy packing, which is the volume occupied by tree crowns (Jucker et al. 2015). An increase in canopy packing could have increased rainfall interception and subsequently resulted in lower spore abundance because ascospore discharge is rainfall dependent (Gauhl, 1994).

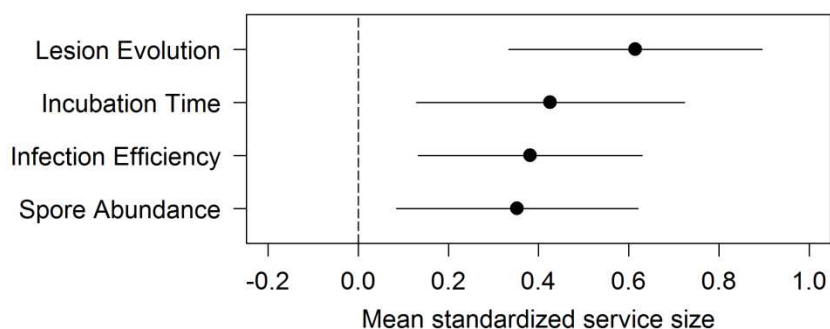
Low-stratum non-*Musa* plant richness was also associated with longer BLSD incubation periods. The richness of the plant community may result in a more heterogeneous canopy structure (more diverse forms of plants) and therefore may explain variations in the microclimate at the field or leaf scale (Costes et al. 2013; Pincebourde and Woods 2012; Seidelmann et al. 2016). Changes in microclimate would involve changes in temperature and especially in humidity, which determines leaf wetness and which is expected to influence incubation time (Jacome and Schuch, 1992; Fouré and Moreau, 1992). The microclimate hypothesis is supported by the high percentage of the variability in the incubation time that was explained by the phytometer random intercept effect (70%). This

indicates that plant-scale variables, such as microclimate, might greatly affect the length of the incubation period.

Surprisingly, our data did not reveal a positive relationship between spore abundance and density of lesions per exposure day. However, we found that low-stratum non-*Musa* plant richness had a strong negative effect on the density of lesions per exposure day. The magnitude of this effect, comparable to that of the effect of *Musa* abundance on the level of inoculum sources according to standardized pathway coefficients, may have ‘scrambled the signal’ of an effect of spore abundance on lesion density. This highlights the importance of field-scale ecological disease regulation mediated by plant richness. The regulation of BLSD lesion density (which reflects infection efficiency) may rely on direct microclimate effects and/or on interactions between *M. fijiensis* and other microorganisms on *Musa* leaves. Leaf-scale microclimate heterogeneity resulting from plant diversity at the field scale may influence infection efficiency by modifying leaf wetness and also by increasing the diversity of habitats and therefore the diversity of epiphylllic microorganisms (Pincebourde and Woods 2012). Interactions with other microorganisms that may reduce BLSD infection efficiency may occur during the epiphylllic growth of *M. fijiensis* before stomatal penetration (Beveraggi 1992). Epiphylllic interactions were proposed by Meredith (1970) to explain the decreased *M. fijiensis* infection efficiency on older banana leaves. More recently, Ceballos et al. (2012) isolated different epiphylllic bacterial populations with different antifungal properties from various banana genotypes.

Unexpectedly (see Table 1), disease severity ( $AUDPC_t$ ) was negatively affected by lesion density. Higher lesion density should have resulted in higher necrotic formation and higher disease severity as expressed through  $AUDPC_t$ . When plant growth was very low (low  $AUPC_t$  of total leaf area), the progression of leaf necrosis was almost equivalent to the progression of leaf area, as indicated by the small gap between  $AUDPC_t$  and  $AUPC_t$  of total leaf area (Fig. S2A in Supplementary Materials). This suggests that necrotic formation was highly dependent on total leaf area. Since lesions cause leaf necrosis, lesion density negatively affects plant growth and subsequently necrotic formation because less substrate for necrotic formation is available, as confirmed by the negative relationship that we found between  $AUPC_t$  of total leaf area and lesion density

(Fig. S2B in Supplementary Materials). Moreover, this resource effect is probably reinforced in situations where biomass production is limited by an important competition for light and where the crop is more susceptible to pest damage (Poeydebat et al. 2016).

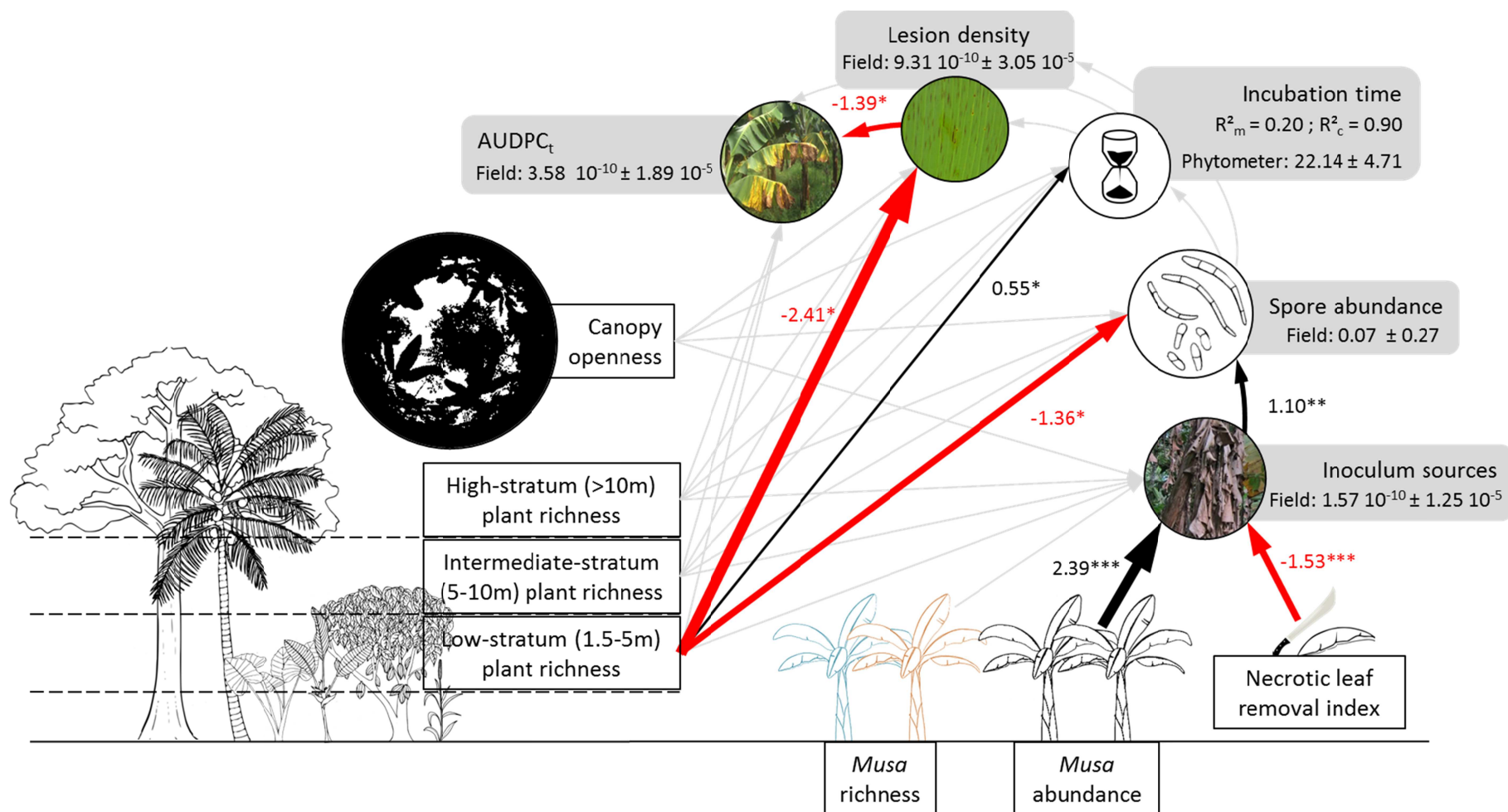


**Figure 6.** Regulation of BLSD spore abundance, infection efficiency, incubation time, and disease severity in field plots. Values (black dots) are means  $\pm$  SD (horizontal black bars) of standardized regulation values measured in the plots. Methods used to calculate regulation values are described in section 2.3 of the text. Values  $> 0$  indicate regulation, i.e., a reduction in the disease parameter value relative to the expected parameter value.

It appears that describing the effect of the disease on the crop by monitoring disease symptoms and necrotic formation only may underestimate this effect because it does not account for important physiological effects that affect biomass production. A broader evaluation of disease impact should take into account such “invisible” biomass production (Fig S3 in supplementary material). Experimental design including measurements of potential growth (without disease) or crop growth simulation models may be useful to better represent the true effect of the disease on the crop.

We did not find any effect of canopy openness on BLSD parameters. This contrasts with previous results showing that shade could reduce BLSD severity in plantains (Norgrove and Hauser 2013). Some authors suggested that the disease regulation associated with canopy openness could be due to (i) the prevention of dew deposition on leaves (Calpouzios 1955), (ii) modification of field temperature and humidity (Mariño et al. 2016), and (iii) the reduction of rainfall penetration to the understory (Mouen Bedimo et al. 2010). However, canopy openness may not

be a good indicator of such processes. For example, Soto-Pinto et al. (2002) found that the number of plant strata, but not shade cover, was related to the severity of coffee leaf rust. We suspect that canopy effects may result from complex structural arrangements that are not described by canopy openness. Perhaps canopy porosity could be more relevant than canopy openness to disease development, i.e., air and water movement within canopies might be better described by porosity than openness. Canopy porosity, however, is difficult to assess (Tivoli et al. 2013).



**Figure 7.** Structural equation model of the relationships among BLSD parameters (grey boxes) and characteristics of the plant community composition and management (white boxes with black borders). The dashed lines indicate the limits between plant height strata in which plant richness was measured. Arrows represent the causal relationships among variables. Black arrows indicate significant positive relationships, and red arrows indicate significant negative relationships. Grey arrows indicate non-significant relationships ( $p$ -value > 0.05). The thicknesses of the significant paths are proportional to the standardized path coefficient values.

### III.5. Conclusion

Our study has documented field-scale ecological regulation of BLSD in plant-diversified agroecosystems. Moreover, we showed that this regulation involved, to different degrees, several disease parameters, i.e., spore abundance, infection efficiency, incubation time, and disease severity. Our results also indicate that this ecological regulation of BLSD occurs early during disease development (before lesion formation). The regulation was mainly related to the plant richness in the low stratum (1.5 to 5m high). The relative importance of the 1.5 to 5m plant height stratum in regulating the banana BLSD may be explained by the close proximity of the crowns of non-*Musa* and *Musa* plants in this height range (see Table 1).

Our findings confirm that agroecosystem diversification can lead to a more-sustainable control of BLSD. Moreover, our findings suggest how management of the plant community within banana-based agroecosystems can promote the ecological regulation of BLSD. First, removing necrotic leaves on the banana trees in a field is an effective way to reduce local inoculum sources. Second, plant richness should be promoted because it (i) reduces spore propagation at the local scale (likely due to a barrier effect and wind pattern disturbance, rather than to a host dilution effect), (ii) increases the incubation time (possibly because of changes in the leaf-scale microclimate that increase leaf wetness duration and delay lesion formation), and (iii) reduces lesion density (possibly due to leaf-scale microclimate effects and to the enhancement of epiphylllic microorganisms that may inhibit *M. fijiensis*). Further studies are needed to provide additional evidence for the mechanisms underlying the ecological regulation of BLSD reported here. Future research should also focus on developing new descriptors of the impact of the disease on the crop, including physiological slowdown and “invisible” yield losses.

The absence of a relationship between *Musa* abundance and non-*Musa* plant richness shows that banana agroecosystems can be diversified without reducing the density of the cash crop. In some of the plots in the current study, which involved cultivation of banana for local consumption rather than for export, *Musa* density exceeded that of commercial export farms (which is generally about 2000

plants per hectare, Fig. 3), partly because the farmers maintained several suckers on a mother tree, which resulted in banana tree clumps. However, our data reflects a trade-off between abundance of *Musa* and non-*Musa* plants (Fig. 3A), likely to be related to competition for resources (or yield losses) that can increase with non-crop plant abundance. This suggests that, from a farmer point of view, it would be more feasible to increase non-*Musa* plant richness, rather than abundance, and therefore to mobilize regulation processes related to plant community composition rather than to host dilution.

Because non-crop plant abundance cannot be increased without limit, farmers should carefully select non-crop plants to optimize the complexity of the canopy in order to limit spore dispersal and to promote potential microclimate effects and microbial interactions that limit disease development. Farmers may also find that they can help maintain yield and income by selecting non-*Musa* plants that promote additional positive plant-plant interactions (complementarity), such as nitrogen transfer (Daudin and Sierra 2008), hydraulic lift (Pang et al. 2013; Sekiya et al. 2011), soil enrichment (Isaac et al. 2007a), or soil pathogen regulation (Djigal et al. 2012), or that provide an additional source of income (other crops) (Cerdeira et al. 2014; Rice 2011).

### III.6. Acknowledgments

We thank Ignacio Rodriguez Arias for his valuable help in tree identification. We thank Walter Rodriguez and Carlos Lynch from APPTA (Association of Small Producers of Talamanca) for linking us to Talamanca farmers and for technical assistance. We thank Mr Oscar Arias Rosabal from AgriBio Costa Rica (<http://www.agribiocr.com/>) for providing us with the *in vitro* plants. This work was supported by CIRAD and was funded by the Project 'Use of the biodiversity of Martinique to improve the functioning of agro-ecosystems' from E.U. FEDER (grant PRESAGE no. 33157).



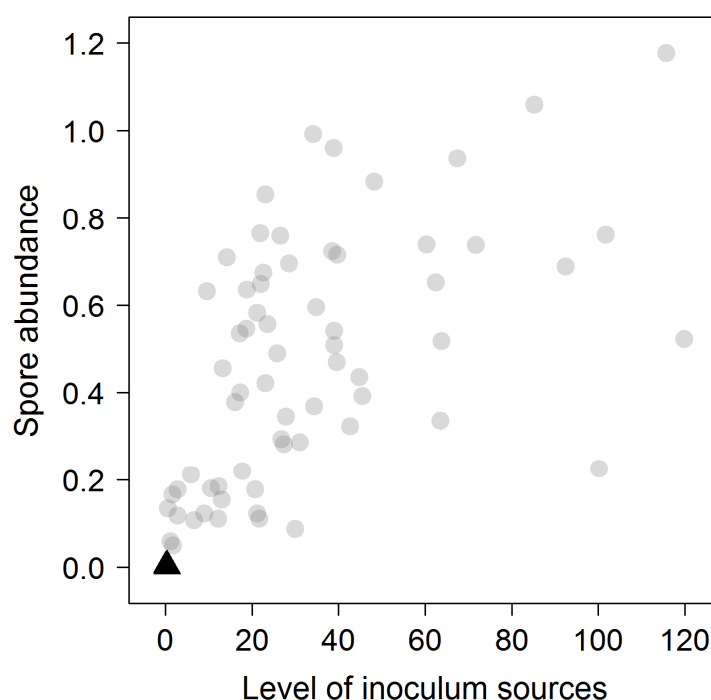
### III.7. Supplementary Materials

**Table S1.** Non-*Musa* plants in the experimental plots.

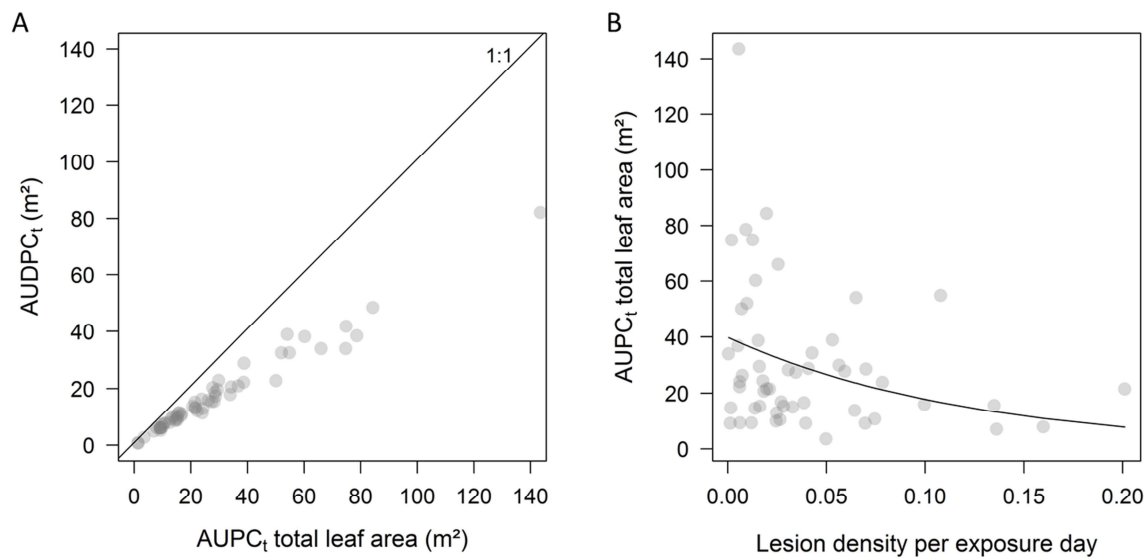
Family	Species	Common name
Agavaceae	<i>Cordyline terminalis</i>	Caña India
Anacardiaceae	<i>Spondias dulcis</i>	Ambarella / Jew plum
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	Jobo
Araceae	<i>Colocasia esculenta</i>	Malanga
Arecaceae	<i>Bactris gasipaes</i>	Pejibaye
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut
Arecaceae	<i>Iriarteia</i> sp.	Gira
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	Laurel
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Papaya
Cecropiaceae	<i>Cecropia peltata</i>	Trumpet tree
Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i>	Sura
Euphorbiaceae	<i>Hura crepitans</i>	Jabillo
Euphorbiaceae	<i>Manihot esculenta</i>	Yucca
Fabaceae	<i>Diphysa robinoides</i>	Guachepelin
Fabaceae	<i>Erythrina</i> sp.	Poro
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i>	Madero Negro
Fabaceae	<i>Inga</i> sp.	Guaba
Fabaceae	<i>Longocarpus rugosus</i>	Frijolillo
Fabaceae	<i>Pantaclethra macroloba</i>	Gavilan
Fabaceae	<i>Pterocarpus officinalis</i>	Sangrillo
Heliconiaceae	<i>Heliconia</i> sp.	Heliconia (false bird of paradise)
Lauraceae	<i>Persea</i> sp.	Aguacate
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	Guacimo
Malvaceae	<i>Ochroma</i> sp.1	Balso
Malvaceae	<i>Ochroma</i> sp.2	Balso
Malvaceae	<i>Ochroma</i> sp.3	Balso
Meliaceae	<i>Cedrela</i> sp.	Cedro Amargo
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.1	Mata Palo
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.2	Higueron
Myrtaceae	<i>Eugenia stipitata</i>	Araza
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	Guava
Poaceae	<i>Gynerium sagittatum</i>	Caña Brava
Poaceae		Zacate
Poaceae		Zacate gigante
Rutaceae	<i>Citrus</i> sp.	Citrus
Sapindaceae	<i>Nephelium lappaceum</i>	Mamon chino
Sterculiaceae	<i>Theobroma bicolor</i>	Pataste
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i>	Cacao
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i>	Ortiga
unidentified		Cabeza de mono
unidentified		Escoba
unidentified		Flor de colibri
unidentified		Guabilla
unidentified		Lengua buey
unidentified		Cola de Pavo
unidentified		Ferns

**Table S2.** Spore abundance, i.e., lesion density (number of lesions per leaf cm<sup>2</sup>) per exposure day on trap plants, before and after removal of necrotic leaves. Data includes 10 experimental plots (included in the main experiment) within the same field. In each plot, spore abundance was assessed before and after removal of necrotic leaves of the banana trees in the plot by using a trap plant exposed during 1 week and then placed in conducive conditions for disease development.

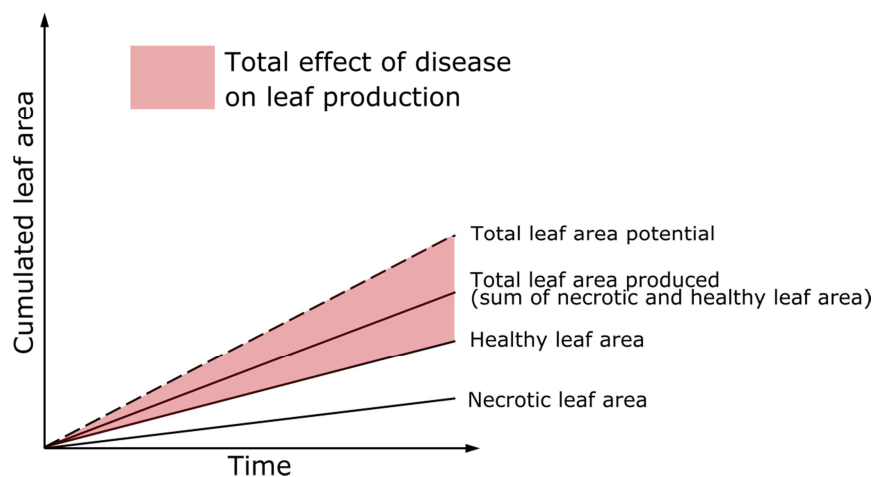
Timing of leaf exposure	Mean spore abundance ± standard deviation (lesion density per exposure day)
Before removal of necrotic leaves	3.82 ± 2.03
After removal of necrotic leaves	1.07 ± 0.80



**Figure S1.** Relationship between spore abundance, i.e., lesion density (number of lesions per leaf cm<sup>2</sup>) per exposure day, and level of inoculum sources in the 68 plots of the main experiment (circles) and in nine plots in a commercial farm with frequent fungicide applications (black triangles).



**Figure S2.** (A) Relationship between the AUDPC<sub>t</sub> and the area under the total leaf area progression curve divided by the duration of the phytometer monitoring period (AUPC<sub>t</sub> total leaf area). Total leaf area corresponds to the sum of necrotic and healthy leaf areas, *i.e.*, the leaf area actually produced by the phytometer. The 1:1 line indicates the cases where necrotic area progression equals the total leaf area progression. (B) Relationship between the AUPC<sub>t</sub> total leaf area and the lesion density per exposure day. The curved line represent the  $y = a * \exp(-b*x)$  model linking the two variables that was calibrated using the *nls* function in R ( $a = 39.86$  ,  $p\text{-value} < 0.0001$  ;  $b = 8.06$ ,  $p\text{-value} = 0.078$  ).

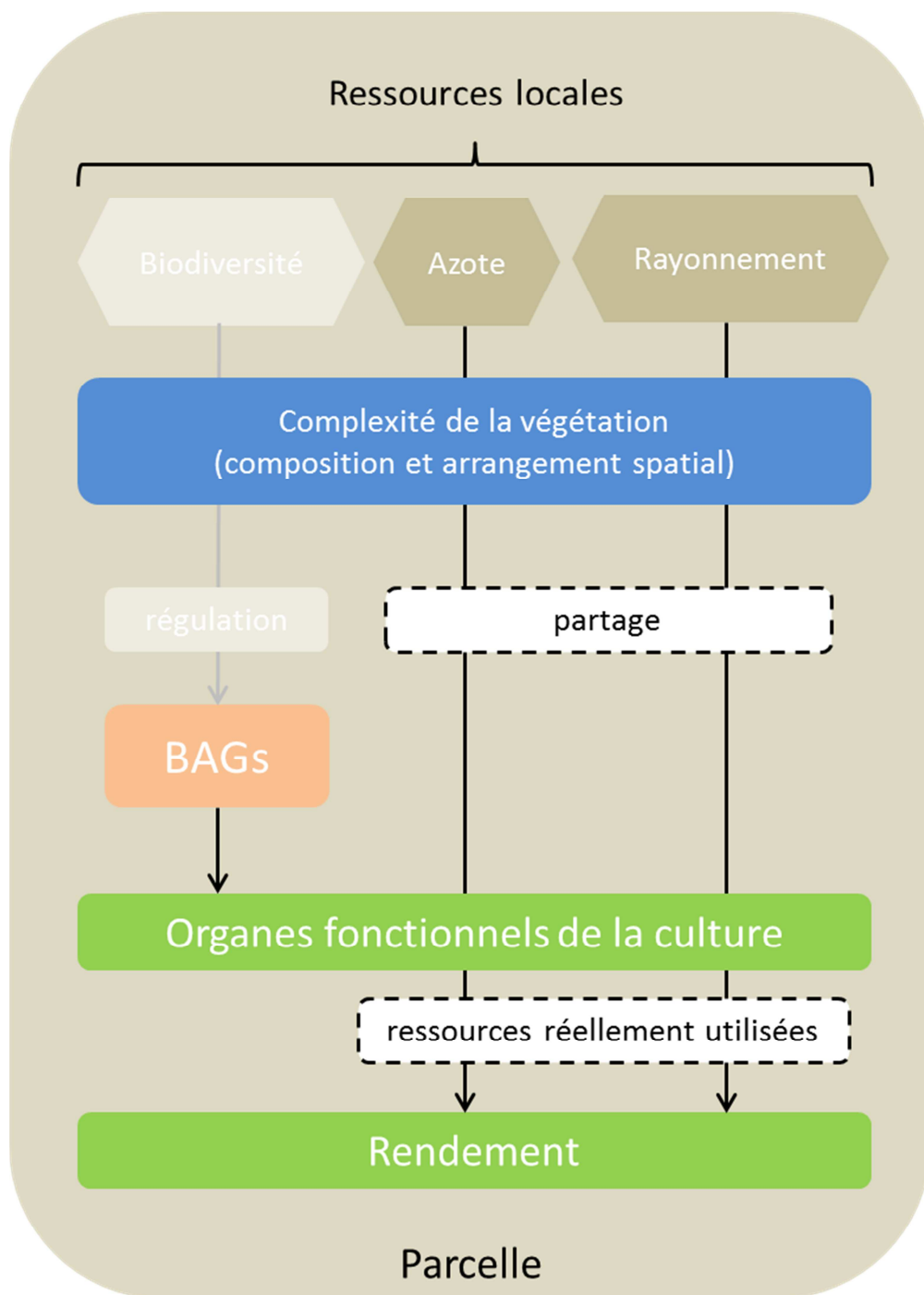


**Figure S3.** Cumulated healthy leaf area, necrotic leaf area, total leaf area actually produced (sum of necrotic and healthy leaf areas) and potential leaf area.



## Chapitre 5 – Effets du partage des ressources et de la régulation des BAG sur la production de biomasse

L'objectif de ce chapitre est (i) de quantifier la part des écarts de biomasse produite attribuable aux niveaux de ressources rayonnement et azote disponible et aux dégâts des BAG des feuilles et du complexe racines-bulbe, (ii) de déterminer les liens entre la complexité de la végétation et l'impact du partage des ressources sur la production de biomasse et (iii) de déterminer les interactions entre la disponibilité des ressources et les dégâts des BAG à l'échelle physiologique. Pour cela, je me base sur les données de terrain et une approche originale de décomposition des effets (approche semi-mécaniste et hiérarchique des effets potentiels). *In fine*, l'idée est de discuter des effets de la complexité de la végétation sur la production de biomasse, donc sur le partage des ressources et les régulations des dégâts des BAG, et des interactions entre les différents facteurs de réduction de biomasse.



## I. Présentation de l'approche et des résultats préliminaires

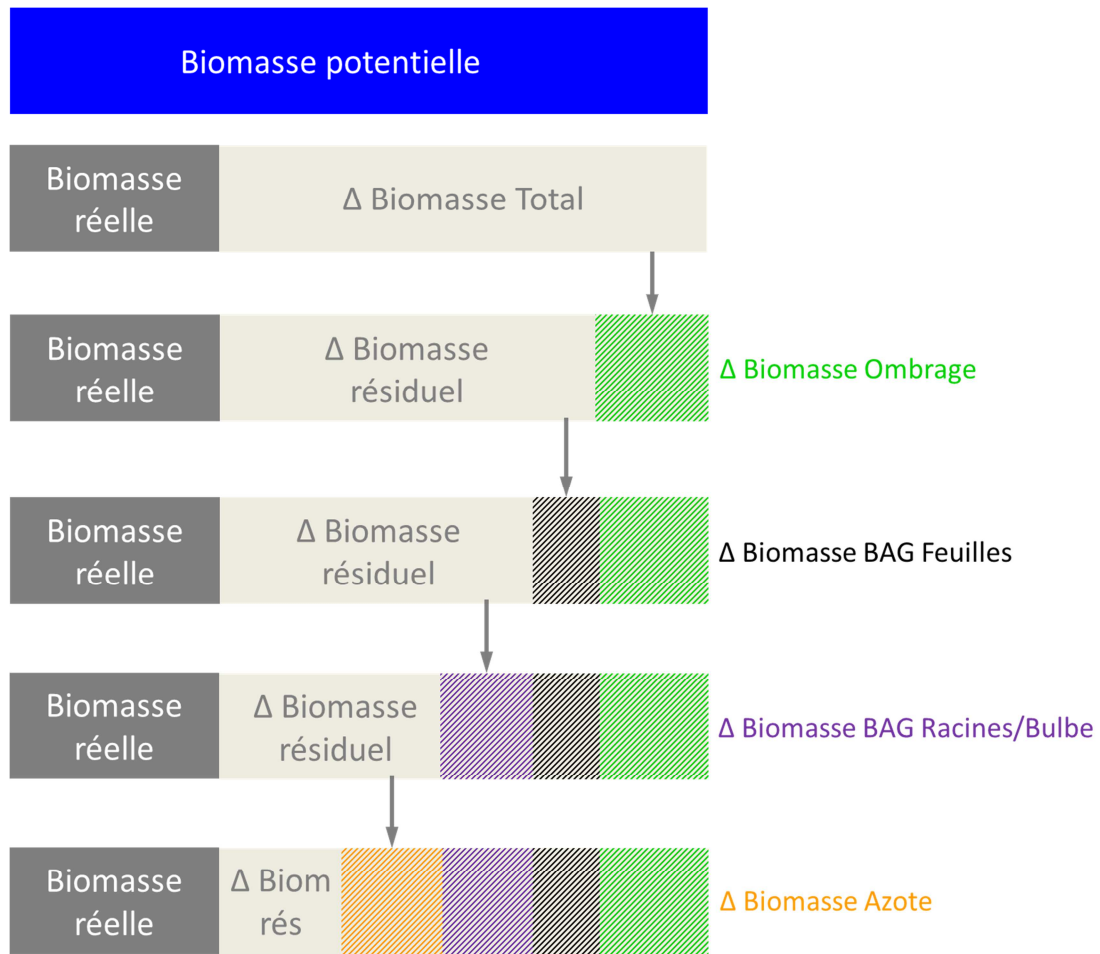
En partant du principe que le rayonnement disponible pour la culture résulte du rayonnement incident mais également de l'interception potentielle d'une partie de ce rayonnement par les plantes présentes dans la parcelle, nous supposons que la part d'écart de biomasse attribuable au rayonnement reflète l'impact du partage du rayonnement sur la biomasse produite par la culture. Dans le cas de la ressource azote, l'azote du sol mesuré reflète la fertilité du sol compte-tenu de la communauté de plantes et de ses effets d'apports et de prélèvement. La part des écarts de rendement attribuable à l'azote reflète alors l'effet net de la communauté de plantes sur la fertilité du sol et *in fine* sur la biomasse produite par la culture.

La part d'écart de biomasse attribuable aux dégâts du BAG foliaire reflète, elle, l'impact du BAG foliaire sur la fonctionnalité du feuillage pour la conversion du rayonnement en biomasse, tandis que la part d'écart de biomasse attribuable aux dégâts des BAG des racines-bulbe reflète l'impact des BAG sur la fonctionnalité des racines et du bulbe pour absorber et transporter les ressources du sol, dont l'azote.

Pour accéder à la part des écarts de biomasse attribuable à chaque facteur de réduction potentiel, j'ai utilisé une méthode de décomposition hiérarchique consistant à décomposer un à un et dans un ordre donné l'impact des différents facteurs sur la production (**Figure 1**).

### I.1. Décomposition des écarts de biomasse

Les données dont je dispose sont : le rayonnement incident journalier (mesuré par une station climatique), le taux de lumière transmise au phytomètre (obtenu à partir de l'analyse des photos hémisphériques prises au-dessus de chaque phytomètre), la surface foliaire saine et nécrosée du phytomètre à différents moments de la période de suivi, la note de dégât du BAG du bulbe du bananier (charançon), la note de dégât du BAG des racines (nématodes) et la biomasse totale produite par le phytomètre au cours de l'expérimentation (mesurée le dernier jour du suivi). Ici, l'analyse ne s'applique qu'aux données du Costa Rica.



**Figure 1.** Illustration de la méthode de décomposition hiérarchique des écarts de biomasse.

A partir des données de surface foliaire, j'ai modélisé la surface foliaire saine de chaque phytomètre au cours du temps (**Figure 2**). A partir de cette reconstitution journalière de la surface foliaire saine (convertie en « Leaf Area Index »), des données de rayonnement incident journalières et du taux de lumière transmise, j'ai calculé le rayonnement intercepté réel journalier selon une équation de type Beer-Lambert (**Equations 1 et 2**).

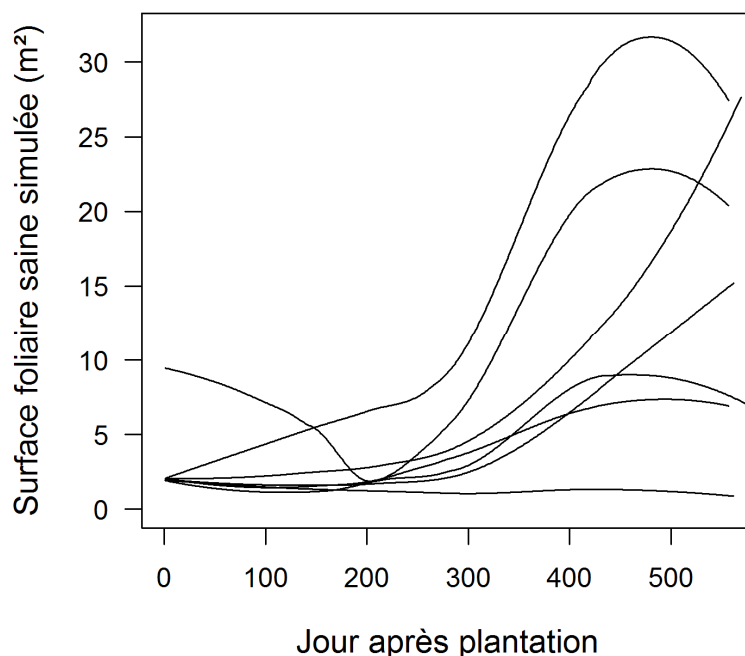
$$Rint_t = Rtrans_t \times (1 - e^{(-K \times LAI_t)}) \quad (1)$$

$$Rtrans_t = Rinc_t \times Ttrans \quad (2)$$

Où  $Rint$  est le rayonnement intercepté réel,  $Rtrans$  le rayonnement transmis au phytomètre en fonction du taux de lumière transmise  $Ttrans$ ,  $K$  le coefficient cultural et  $LAI$  l'indice de surface foliaire calculé comme étant le rapport entre la surface foliaire et la surface au sol du bananier. J'ai ensuite fait la somme des rayonnements



interceptés réels journaliers pour obtenir le rayonnement intercepté réel total qui correspond au rayonnement intercepté par le phytomètre pendant l'ensemble de la période de suivi tenant compte de l'ombrage et des nécroses foliaires (dus à la cercosporiose noire) réels.



**Figure 2.** Exemples de surface foliaire saine simulée à partir des données de surface foliaire mesurée sur les phytomètres. Chaque courbe représente un phytomètre différent.

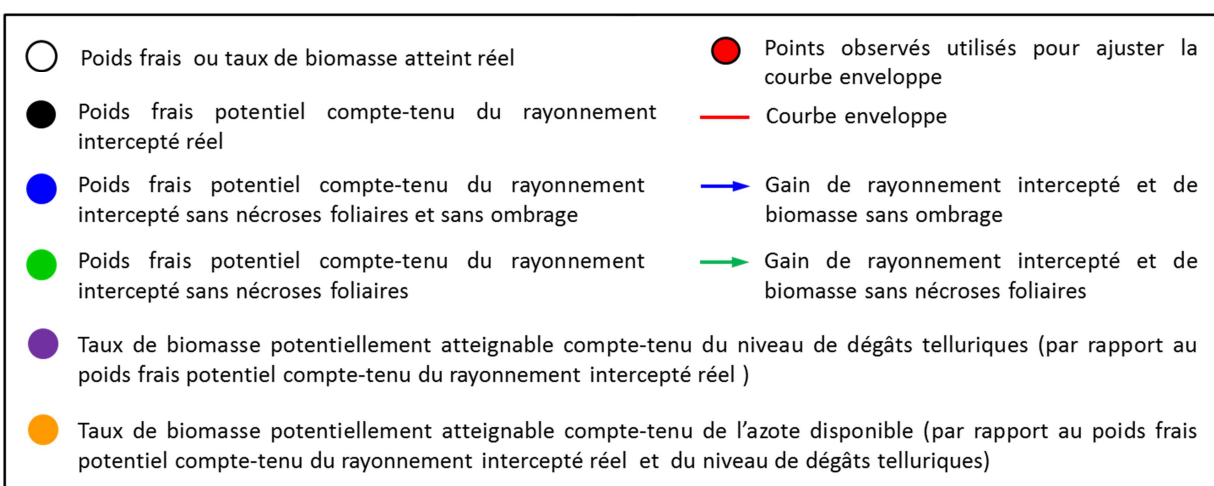
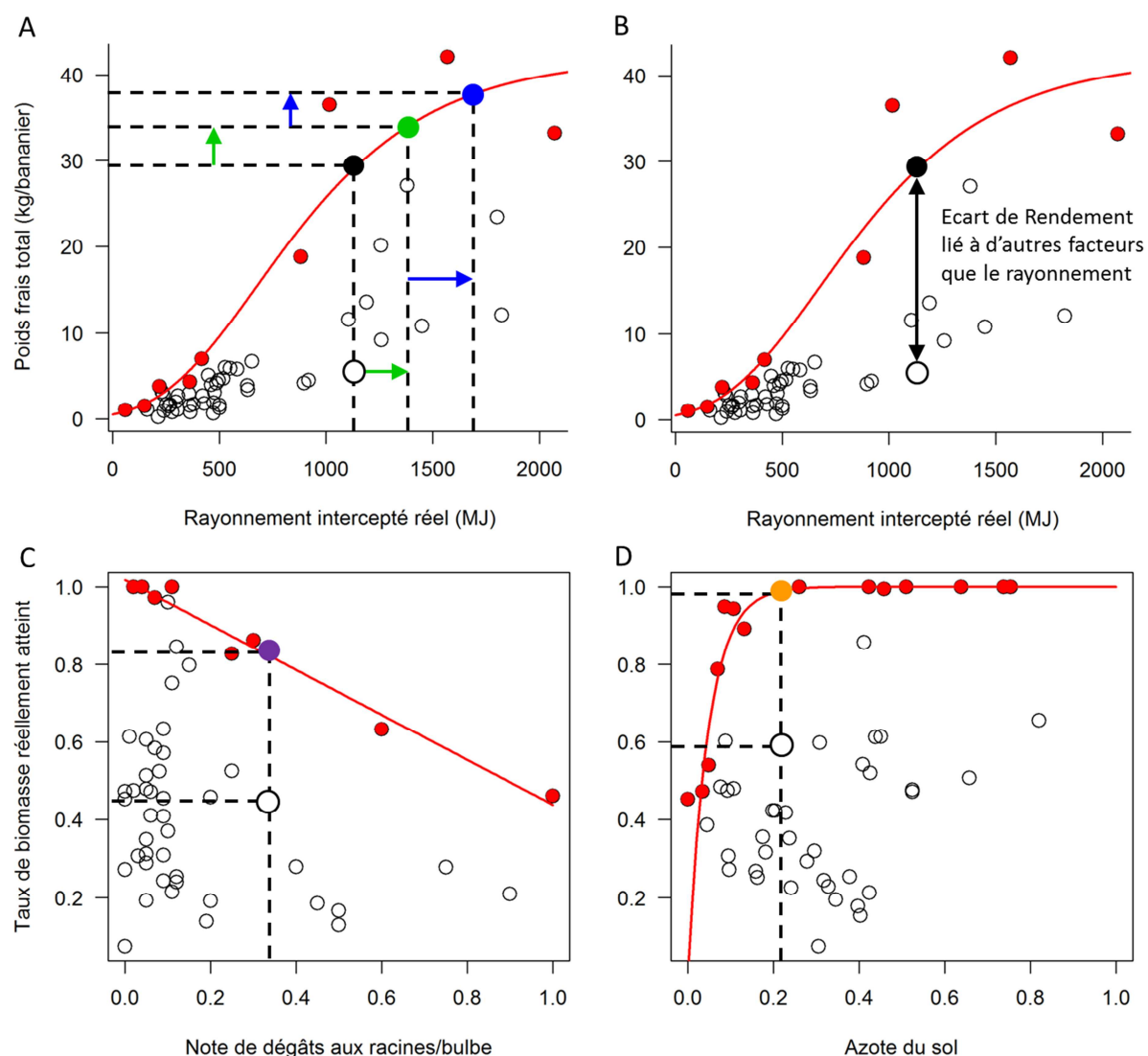
J'ai ensuite comparé le rayonnement intercepté réel total au poids frais total produit par le phytomètre pendant la période de suivi (**Figure 3A**) et j'ai ajusté une courbe enveloppe de type fonction de Gompertz ( $y = a * (b/a)^{\exp(-cx)}$ ) sur le nuage de points. La fonction de Gompertz est idéale pour reproduire la saturation de la photosynthèse au-delà d'un certain niveau de rayonnement. La courbe-enveloppe représente le poids frais potentiel compte-tenu du rayonnement intercepté réel total, considérant aucun autre facteur limitant.

A partir de cette relation entre le rayonnement intercepté et la biomasse produite, j'ai pu modéliser (i) la biomasse potentielle en absence de nécroses foliaires et (ii) la biomasse potentielle en absence de nécroses foliaires et d'ombrage. Pour cela, j'ai utilisé les **équations 1 et 2** pour calculer respectivement (i) le rayonnement intercepté potentiel total en absence de nécroses foliaires (en utilisant la somme de

surface foliaire saine et nécrosée pour calculer le  $LAI$ ) et (ii) le rayonnement intercepté potentiel total en absence de nécroses et d'ombrage (avec un taux de lumière transmise  $T_{trans}$  égal à 100%). La **figure 3A** illustre le calcul du gain de biomasse permis par le gain de rayonnement intercepté suite à la suppression des nécroses foliaires. Cette même figure montre également le gain de biomasse permis par le gain de rayonnement intercepté suite à la suppression de l'ombrage.

Les écarts importants existants entre ce poids frais potentiel et le poids frais réel suggèrent l'effet d'autres facteurs limitants (**Figure 3B**), parmi lesquels probablement l'azote disponible et les dégâts des BAG aux racines ou au bulbe. Pour quantifier les parts d'écart de biomasse attribuables aux BAG des racines ou du bulbe et à l'azote, respectivement, j'ai procédé de manière hiérarchique en considérant que les BAG intervenaient d'abord, puis le niveau d'azote disponible. A partir des données, il est délicat de distinguer les effets des dégâts du charançon sur le bulbe de ceux des nématodes sur les racines. De plus, ces dégâts affectent tous deux la capacité du bananier à absorber les nutriments du sol. J'ai donc standardisé les notes de dégâts des deux BAG sur une même échelle (0 à 1) et retenu la note maximale comme note de dégâts au complexe d'organes constitué par les racines et le bulbe.

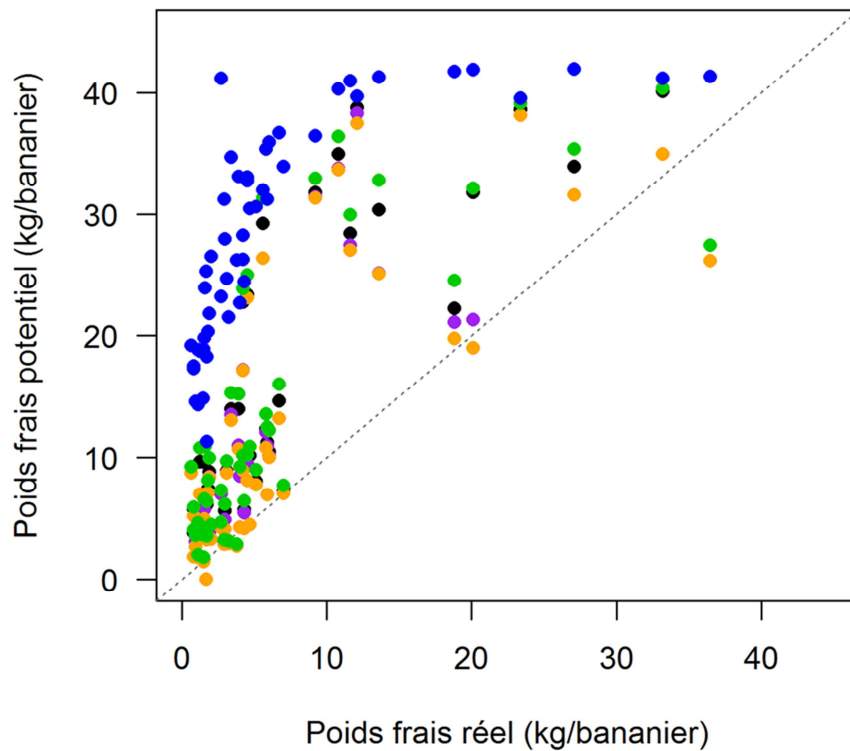
J'ai calculé le taux de biomasse réellement atteint par rapport au poids frais potentiel compte-tenu du rayonnement intercepté réel. J'ai ensuite comparé ce taux de biomasse atteint à la note de dégâts aux racines ou au bulbe et j'ai ajusté une courbe-enveloppe (relation linéaire) au nuage de points (**Figure 3C**). Le taux de biomasse potentiellement atteignable diminue bien avec le niveau de dégâts, signifiant que plus il y a de dégâts plus la réduction de production de biomasse est importante. La courbe-enveloppe correspondait dans ce cas au taux de biomasse potentiellement atteignable compte-tenu du niveau de dégâts aux organes d'absorption de l'azote du sol. En multipliant le poids frais réel par ce taux de biomasse potentiel, j'ai pu calculer le poids frais potentiel compte-tenu des nécroses foliaires, de l'ombrage et des dégâts aux racines ou au bulbe.



**Figure 3.** Représentation graphique de la démarche de quantification des parts d'écart de biomasse attribuables à l'ombrage (partage du rayonnement) (A), à l'azote disponible (D), aux dégâts du BAG foliaire (A) et aux dégâts des BAG du complexe d'organes racines-bulbe (C).

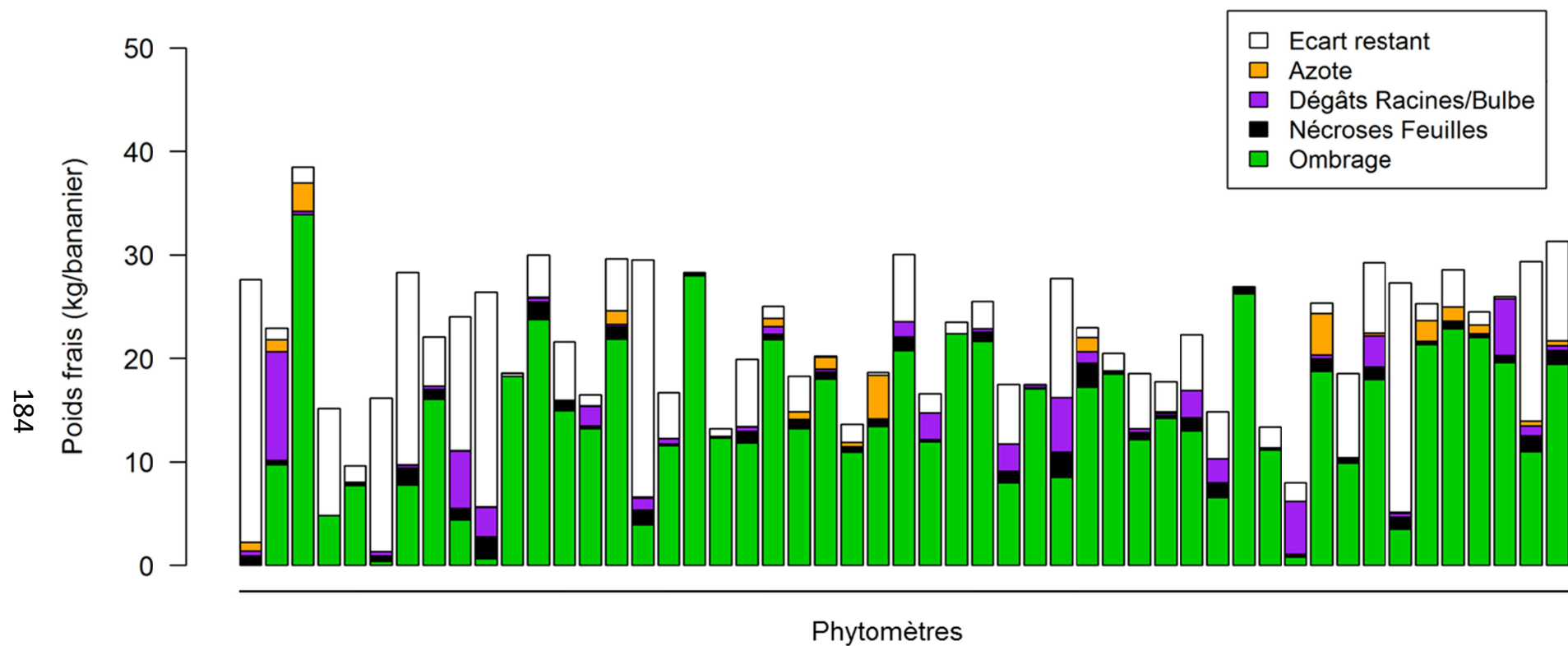
Pour finir, j'ai répété la même procédure pour estimer l'effet de la disponibilité en azote sur la production de biomasse. J'ai calculé le taux de biomasse réellement atteint par rapport au poids frais potentiel compte-tenu des nécroses foliaires, de l'ombrage et des dégâts aux racines ou au bulbe. J'ai comparé ce taux de biomasse atteint à l'azote disponible et j'ai ajusté une courbe-enveloppe de forme  $y = 1 - \exp(-bx)$  au nuage de points (**Figure 3D**). Cette courbe-enveloppe correspond au taux de biomasse potentiellement atteignable compte-tenu du niveau d'azote disponible. En multipliant le poids frais réel par ce taux de biomasse potentiel, j'ai pu calculer le poids frais potentiel compte-tenu des nécroses foliaires, de l'ombrage, des dégâts aux racines-bulbe et de l'azote disponible.

Je peux alors représenter sur un même graphique le poids frais réel et les différents poids frais potentiels modélisés (**Figure 4**).



- Poids frais potentiel compte-tenu du rayonnement intercepté sans nécroses foliaires et sans ombrage
- Poids frais potentiel compte-tenu du rayonnement intercepté sans nécroses foliaires
- Poids frais potentiel compte-tenu du rayonnement intercepté réel
- Poids frais potentiel compte-tenu du rayonnement intercepté réel et du niveau de dégâts aux racines/bulbe
- Poids frais potentiel compte-tenu du rayonnement intercepté réel, du niveau de dégâts aux racines/bulbe et de l'azote disponible

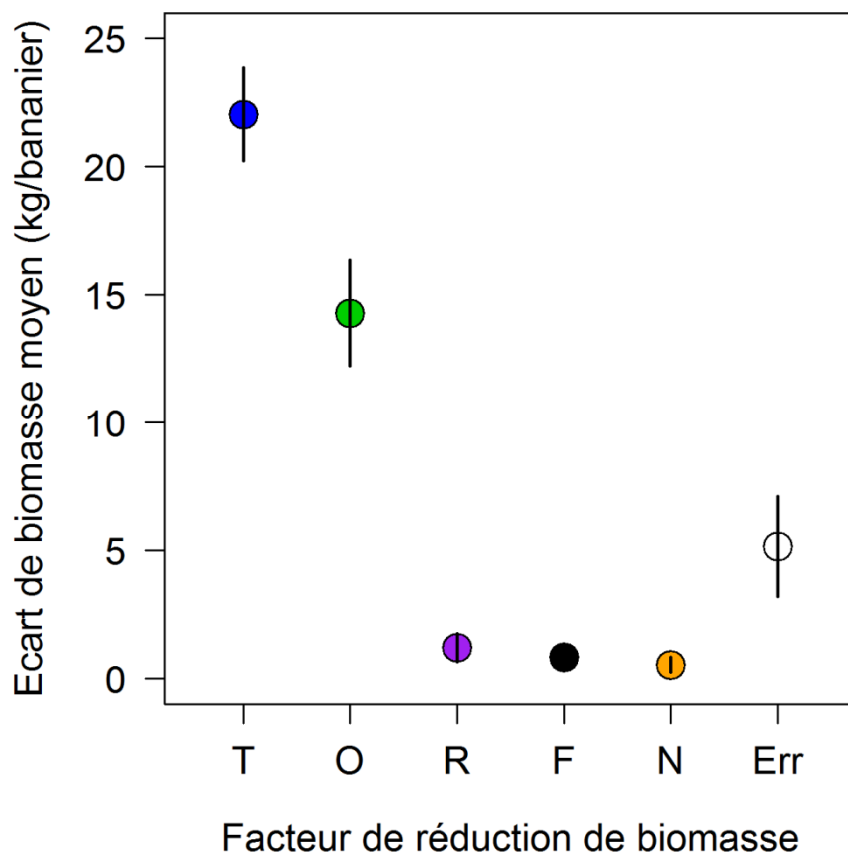
**Figure 4.** Poids frais réel vs poids frais potentiel compte-tenu de différents facteurs limitant. Chaque alignement vertical de points représente un phytomètre et les différences entre les points de différentes couleurs pour un phytomètre représentent les écarts de rendement. La ligne pointillée représente le poids frais réel (droite 1:1).



**Figure 5.** Parts des écarts de biomasse attribuables à l'ombrage, aux nécroses foliaires, aux dégâts aux racines ou au bulbe et à l'azote, et écart de biomasse résiduel pour chaque phytomètre au Costa Rica.

En calculant les différences (écarts) entre les différents poids frais potentiels, j'ai estimé les écarts de biomasse attribuables aux différents facteurs de limitation de la production de biomasse. La différence entre le poids frais potentiel sans aucun facteur limitant (points bleus, **figure 4**) et le poids frais compte-tenu de l'ombrage (points verts) donne l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage. La différence entre le poids frais compte-tenu de l'ombrage (points verts) et le poids frais compte-tenu de l'ombrage et des nécroses foliaires (points noirs) donne l'écart de biomasse attribuable aux dégâts du BAG foliaire. La différence entre le poids frais potentiel compte-tenu de l'ombrage et des nécroses foliaires (points noirs) et le poids frais potentiel compte-tenu de l'ombrage, des nécroses foliaires et des dégâts aux racines ou au bulbe (points violets) donne l'écart de biomasse attribuable aux dégâts des BAG des racines ou du bulbe. La différence entre le poids frais potentiel compte-tenu des nécroses foliaires, de l'ombrage, des dégâts aux racines ou au bulbe (points violets) et le poids frais potentiel compte-tenu de l'ombrage, des nécroses foliaires, des dégâts aux racines ou au bulbe et de l'azote disponible (points oranges) donne l'écart de biomasse attribuable à l'azote disponible. Enfin, la différence entre ce dernier poids frais potentiel (points oranges) et le poids frais réel (droite 1:1) donne l'écart de biomasse résiduel non expliqué par les facteurs considérés. La **figure 5** représente ces parts d'écart de biomasse pour chaque phytomètre. En moyenne, le facteur limitant le plus important est l'ombrage, suivi par ordre décroissant des dégâts aux racines-bulbe, des dégâts aux feuilles puis de l'azote (**Figure 6**). Il faut également noter qu'une certaine part des écarts de biomasse n'est pas expliquée par les facteurs de réduction pris en compte. Dans la version finale du manuscrit, je discuterai de la sensibilité de cette hiérarchisation à l'ordre des facteurs choisis pour décomposer les écarts de rendement.

La méthode mise en œuvre ici, simple et quantitative, a permis de quantifier pour chaque phytomètre la part d'écart de biomasse par rapport à un potentiel attribuable aux BAG et aux ressources disponibles pour la culture compte-tenu de l'impact éventuel de la végétation dans la placette sur les régulations des BAG et sur les stocks de ressources disponibles pour le phytomètre.



**Figure 6.** Ecart de biomasse moyen (et intervalle de confiance à 95%), T : écart total ; O : écart attribuable à l'ombrage ; R : écart attribuable aux dégâts aux racines ou au bulbe ; F : écart attribuable aux nécroses foliaires ; N : écart attribuable à l'azote du sol ; Err : écart résiduel non expliqué.

## I.2. Effets de la complexité de la végétation sur les écarts de rendement associés au partage des ressources

Dans ce paragraphe, je cherche à relier les écarts de biomasse relatifs aux ressources à la complexité de la végétation, afin de comprendre l'impact de la complexité de la végétation sur le service de production. Pour cela, j'ai testé l'effet de différentes variables caractérisant la complexité de la communauté de plantes dans la placette sur l'ampleur des écarts de rendement attribuables à l'ombrage, d'une part, et attribuables à l'azote, d'autre part.

Le modèle de l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage inclut comme variables prédictives potentielles l'ouverture de la canopée, l'abondance de bananiers,



l'abondance de plantes non *Musa* dans la strate haute inférieure (entre 1.5 et 5 m de hauteur), l'abondance de plantes non *Musa* dans la strate haute (> 1.5 m de hauteur), la richesse spécifique des plantes non *Musa* dans la strate haute inférieure (entre 1.5 et 5 m de hauteur), dans la strate haute intermédiaire (entre 5 et 10 m de hauteur) et dans la strate haute supérieure (>10 m de hauteur). Pas à pas, j'ai retiré du modèle les variables les moins significatives jusqu'à obtenir le modèle le plus parcimonieux.

La communauté de plantes peut doublement affecter le stock d'azote du sol et donc les écarts de biomasse de la culture attribuables à l'azote : d'une part, la communauté de plantes contribue positivement à l'enrichissement du sol en matière organique et, d'autre part, elle appauvrit le stock d'azote du sol en prélevant les nutriments nécessaires à sa croissance. Le modèle de l'écart de biomasse attribuable à l'azote du sol inclut comme variable prédictives potentielles la teneur en matière organique du sol, le ratio C:N du sol, la richesse spécifique des plantes non *Musa* de la strate basse (< 1.5 m de hauteur), la richesse spécifique des plantes de la strate haute (> 1.5 m de hauteur), le % de sol couvert de débris végétaux, le % de couvert vivant, l'abondance totale de la strate haute et l'abondance de bananiers ainsi que l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage pour tenir compte de l'éventuelle interaction entre les deux. Avec ce modèle, j'ai testé l'effet net de la végétation sur les écarts de biomasse attribuables à l'azote. De la même manière que précédemment, j'ai retiré pas à pas les variables prédictives les moins significatives jusqu'à obtenir le modèle le plus parcimonieux.

Les résultats montrent que l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage est négativement lié à l'ouverture de la canopée, à l'abondance des plantes non *Musa* au-dessus de 1.5 m de hauteur et à l'abondance des bananiers (**Table 1**). D'autre part, l'écart de biomasse attribuable à l'azote est négativement lié à la teneur en matière organique du sol et à l'abondance de bananiers et est positivement lié à l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage.

**Table 1.** Effets des variables caractérisant la complexité de la végétation et les propriétés du sol sur les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage et à l'azote. Résultats des modèles linéaires les plus parcimonieux.

variable réponse	variable prédictive	estimate	écart-type	p-value
Ecart de biomasse attribuable à l'ombrage	intercept	36.361	2.654	<2e-16 ***
	Ouverture de la canopée	-1.169	0.129	6e-12 ***
	Abondance non <i>Musa</i> >1.5 m	-0.156	0.053	0.005 **
	Abondance <i>Musa</i>	-0.083	0.033	0.014 *
R <sup>2</sup>				0.63
Ecart de biomasse attribuable à l'azote	intercept	0.698	0.410	0.095 .
	Teneur en matière organique	-0.330	0.063	3e-06 ***
	Abondance <i>Musa</i>	-0.015	0.005	0.003 **
	Ecart de biomasse Ombrage	0.045	0.014	0.003 **
R <sup>2</sup>				0.49

### I.3. Effets de la complexité de la végétation sur la matière organique

Pour quantifier l'impact positif de la végétation sur la production de biomasse par le biais de l'enrichissement du sol et déterminer les caractéristiques de la végétation impliquées, j'ai testé l'effet des caractéristiques de la végétation sur la teneur en matière organique du sol et sur l'abondance de nématodes microbivores comme proxy pour l'abondance de bactéries et champignons saprophages et donc de leur activité de décomposition de la matière organique en nutriments. Les deux modèles incluent comme variables prédictives potentielles la richesse spécifique des plantes non *Musa* de la strate basse (< 1.5 m de hauteur), la richesse spécifique des plantes de la strate haute (> 1.5 m de hauteur), le % de sol couvert de débris végétaux, le % de couvert vivant, l'abondance totale la strate haute et l'abondance de bananiers. Le modèle de l'abondance des nématodes microbivores inclut la matière organique en variable prédictive supplémentaire.

Les résultats montrent que la teneur en matière organique du sol est négativement affectée par l'abondance de bananiers mais positivement affectée par le % de couvert vivant et le % de sol couvert de débris végétaux (**Table 2**). L'abondance des nématodes prédateurs des micro-organismes saprophages, comme proxy de l'activité de décomposition de la matière organique, est positivement liée à la richesse spécifique des plantes de moins de 1.5 m de hauteur et au % de couvert vivant. Elle est négativement liée à l'abondance des bananiers.

**Table 2.** Effets des variables caractérisant la complexité de la végétation sur la teneur en matière organique du sol et l'abondance des nématodes microbivores. Résultats des modèles linéaires les plus parcimonieux.

variable réponse	variable prédictive	estimate	écart-type	p-value
Teneur en matière organique	intercept	2.663	0.783	0.001 ***
	Abondance <i>Musa</i>	-0.016	0.005	0.001 ***
	% couvert vivant	0.02	0.008	0.011 *
	% couvert débris	0.02	0.01	0.041 *
			R <sup>2</sup>	0.14
Log(Abondance de nématodes microbivores + 1)	intercept	3.943	0.232	<2e-16 ***
	Richesse non <i>Musa</i> <1.5 m	0.076	0.016	3e-06 ***
	Abondance <i>Musa</i>	-0.007	0.003	0.009 ***
	% couvert vivant	0.007	0.003	0.029 *
			R <sup>2</sup>	0.38

#### I.4. Effet du partage des ressources sur les écarts de rendement associés aux dégâts des BAG

Enfin, j'ai cherché à savoir comment les écarts de biomasse attribuables aux dégâts des BAG étaient affectés par l'impact du partage des ressources sur la production de biomasse. Pour cela, j'ai testé l'effet de l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage et de l'écart de biomasse attribuable à l'azote disponible sur l'écart de biomasse attribuable au BAG foliaire, d'une part, et sur l'écart de biomasse attribuable aux dégâts des BAG des racines ou du bulbe, d'autre part.

Le modèle d'écart de biomasse attribuable au BAG foliaire inclut comme variables prédictives potentielles l'aire sous la courbe de progression de la cercosporiose noire (nombre de feuilles nécrosée vs temps), ou AUDPC, divisée par le nombre de jours de suivi, et les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage, à l'azote et aux BAG des racines ou du bulbe. J'ai retiré pas à pas les variables prédictives les moins significatives pour obtenir le modèle le plus parcimonieux.

Le modèle d'écart de biomasse attribuable aux BAG des racines ou du bulbe inclut comme variables prédictives potentielles la note de dégâts des racines ou du bulbe (dans chaque cas, la note de dégâts maximale entre les nématodes et le charançon

du bananier) et les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage, à l'azote et aux BAG des racines ou du bulbe. Comme précédemment, j'ai retiré pas à pas les variables prédictives les moins significatives pour obtenir le modèle le plus parcimonieux.

Les résultats montrent que l'écart de biomasse attribuable au BAG foliaire est positivement relié à l'AUDPC de la cercosporiose noire et presque significativement relié positivement à l'écart de biomasse attribuable aux BAG des racines ou du bulbe (**Table 3**). L'écart de biomasse attribuable aux BAG des racines ou du bulbe est quant à lui lié positivement à la note de dégâts et négativement à l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage.

**Table 3.** Effets des dégâts des BAG et de l'impact des niveaux de ressources (azote et rayonnement) disponibles sur la production de biomasse sur les écarts de biomasse attribuables aux dégâts des BAG foliaire et des racines ou du bulbe. Résultats des modèles les plus parcimonieux.

variable réponse	variable prédictive	estimate	écart-type	p-value
Log(Ecart de biomasse attribuable au BAG foliaire +1)	intercept	0.034	0.164	0.839
	AUDPC	0.047	0.015	0.003 **
	Ecart de biomasse BAG racines-bulbe	0.042	0.021	0.050 .
			R <sup>2</sup>	0.16
Ecart de biomasse attribuable aux BAG des racines-bulbe	intercept	1.091	0.463	0.023 *
	Note de dégâts racines-bulbe	6.023	0.866	9e-09 ***
	Ecart de biomasse Ombrage	-0.067	0.026	0.014 *
			R <sup>2</sup>	0.53

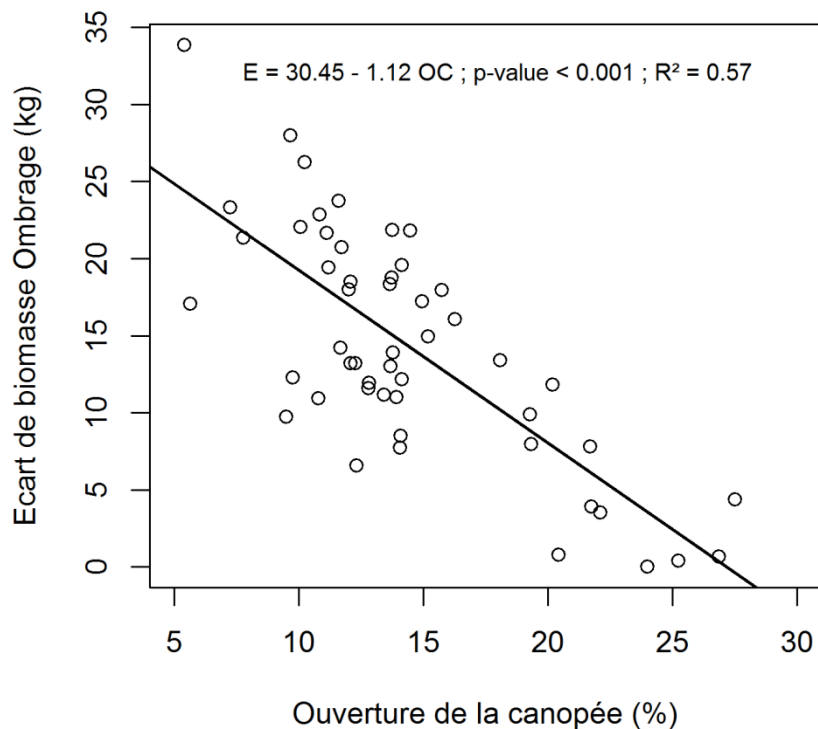
## II. Discussion

Globalement, l'important ombrage prévalant dans mes placettes résulte en une forte réduction de la production de biomasse du phytomètre. Les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage représentent en moyenne  $14.3 \pm 7.5$  kg, ou  $69 \pm 42\%$  des écarts de rendement totaux. Tous les autres facteurs de réduction de biomasse (azote, BAG foliaire et BAG des racines ou du bulbe) ont un impact beaucoup moins important et variable sur la production de biomasse, suggérant que l'interception du

rayonnement par la végétation associée affecte l'impact des autres facteurs de réduction de la biomasse sur le phytomètre.

### II.1. Effet de la complexité de la végétation sur les écarts de rendement associés au partage des ressources

L'ouverture de la canopée a un effet négatif sur les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage. C'est d'ailleurs le facteur déterminant le plus important ( $R^2 = 0.57$  ; **Figure 7**). Cette relation reflète l'interception de la lumière par les plantes associées au phytomètre qui détermine la quantité de rayonnement atteignant réellement le feuillage du phytomètre. Plus la canopée est ouverte, plus il y a de rayonnement atteignant les feuilles du phytomètre et plus la part des écarts de rendement liés à l'ombrage diminue. Cela paraît trivial, mais ce qui est intéressant ici est d'avoir pu quantifier cet effet et de pouvoir le comparer à l'effet d'autres facteurs sur la production. L'abondance des bananiers et l'abondance des plantes non *Musa* au-dessus de 1.5 m de hauteur ont un effet négatif, mais plus faible, sur les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage. Cela peut paraître surprenant car on s'attendrait à ce que l'ouverture de la canopée soit négativement liée à l'abondance des plantes au-dessus du phytomètre et donc à ce que l'effet de l'abondance sur les écarts de biomasse attribuable à l'ombrage soit positif. En réalité, l'abondance des plantes n'est pas significativement liée à l'ouverture de la canopée ( $p\text{-value} > 0.05$ ) probablement parce que toutes les plantes n'ont pas la même architecture et ne représentent pas un même ombrage. Il est cependant difficile d'expliquer l'effet négatif de l'abondance des plantes sur les pertes de biomasse attribuables à l'ombrage, qui peut résulter de mécanismes dépendant de l'identité des plantes présentes, tels que de la complémentarité.

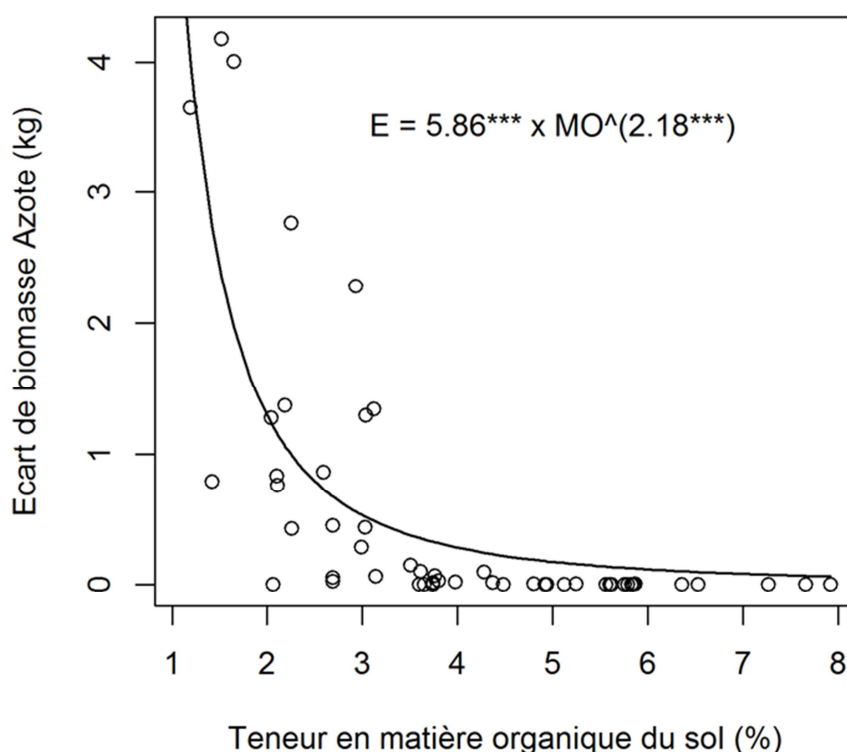


**Figure 7.** Ecart de biomasse attribuable à l'ombrage vs ouverture de la canopée.

La teneur en matière organique du sol a un effet négatif sur les écarts de biomasse attribuable à l'azote. Cela indique que la production de biomasse augmente avec la fertilité du sol. Plus précisément, il semble que les écarts de biomasse attribuables à l'azote, donc le stress azoté, diminuent selon une fonction puissance avec la teneur en matière organique du sol (**Figure 7**). Pour des niveaux faibles de teneur en matière organique, les écarts de biomasse attribuables à l'azote diminuent très rapidement, puis, au-delà d'environ 3.5 % de matière organique dans le sol, il n'y a plus de pertes de biomasse induite par l'azote. La teneur en matière organique est fortement corrélée à l'azote minéral du sol directement assimilable par les plantes ( $R^2 = 0.90$  ; Dorel *et al.*, 2008) ce qui peut expliquer que l'augmentation de la teneur en matière organique du sol réduisent les écarts de biomasse liés à l'azote. Il est intéressant de noter que même dans des systèmes très diversifiés où la compétition pour l'azote est potentiellement forte, cette relation entre fertilité du sol et production de biomasse tient.

Cela suggère que si la compétition est forte, compte-tenu de l'abondance de plantes non cultivées, la végétation associée à la culture a finalement un effet net positif sur

la production de biomasse par la culture. Dans notre cas, il semblerait que l'impact positif de la complexité de la végétation dans la parcelle en termes d'enrichissement du sol surpasse son impact négatif en termes de prélèvement d'azote. Au-delà de 3.5 % de matière organique dans le sol, il semble même que l'effet net de la complexité végétale sur l'azote du sol soit tel que la production de biomasse de la culture ne soit plus du tout pénalisée par l'azote (**Figure 8**).



**Figure 8.** Ecart de biomasse attribuable à l'azote vs teneur en matière organique du sol.

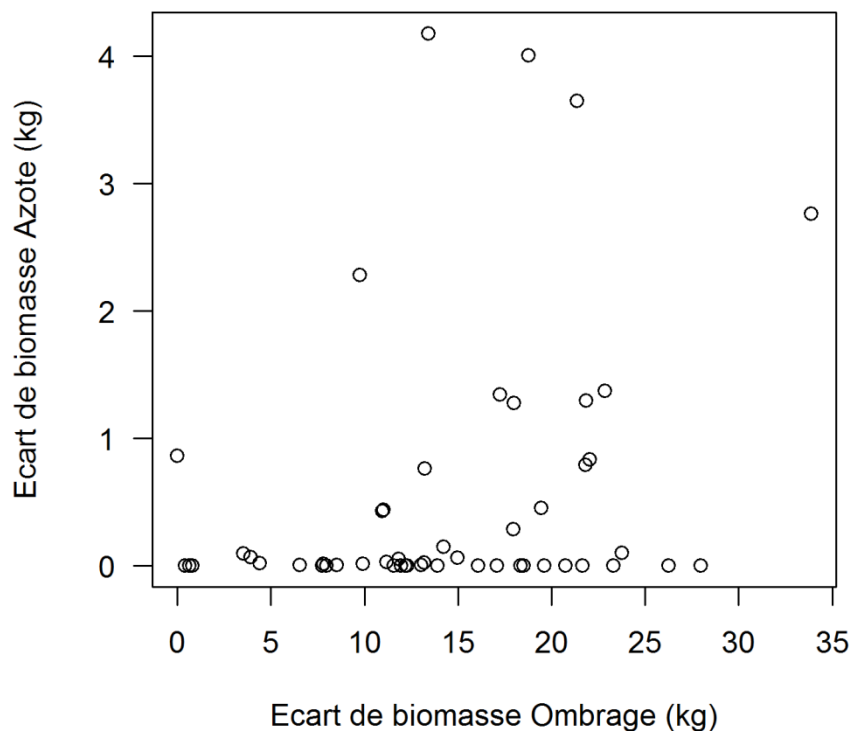
La teneur en matière organique du sol, mesurée dans les 30 premiers cm de sol dans le cas présent, est positivement liée au % de couvert vivant et au % de sol couvert de débris végétaux. Elle dépend donc de la biomasse végétale vivante et morte et ce probablement par le biais d'apports directs de matière organique (litière et dépôts racinaires). Cependant, la teneur en matière organique du sol est également affectée négativement par l'abondance de bananiers. Cela est moins évident à expliquer mais on peut supposer que plus il y a de bananiers, plus la part de biomasse exportée du système par le biais des régimes est importante et que

cela peut *in fine* réduire la quantité de biomasse entrant dans le sol. En parallèle, la décomposition de la matière organique par les micro-organismes saprophages (telle qu'approximée par l'abondance des nématodes microbivores) est favorisée par le % de couvert vivant et la richesse spécifique de la strate basse (< 1.5 m) de la végétation mais limitée par l'abondance de bananiers comme la teneur en matière organique. Pris ensemble, ces résultats suggèrent que la biomasse et la richesse de la végétation (surtout de la strate basse) favorisent simultanément la quantité de matière organique et sa conversion en nutriments assimilables donc la disponibilité de l'azote dans le sol.

L'impact de la disponibilité en azote sur la production dépend de l'impact de la disponibilité du rayonnement. L'écart de biomasse attribuable à l'azote augmente avec l'écart de biomasse attribuable à l'ombrage. La forte réduction de biomasse subséquente à l'important ombrage prévalant dans les placettes résulte en une faible demande en azote de la part du phytomètre. Cela devrait *in fine* limiter la sensibilité de la production de biomasse à la disponibilité de l'azote or, j'observe le contraire. Il se peut que la culture alloue préférentiellement la biomasse produite aux feuilles pour compenser la limitation du rayonnement, négligeant ainsi la biomasse racinaire. Malgré la faible demande en azote, cela pourrait alors mener à une absorption d'azote encore plus faible et donc à un stress azoté et des pertes de biomasse. Cependant, cette analyse est à prendre avec précaution car la relation entre les écarts de biomasse attribuables à l'azote et à l'ombrage ne semble pas si évidente (**Figure 9**).

Ici également, l'abondance des bananiers dans la placette a un effet négatif sur les écarts de biomasse attribuables à l'azote. Cela signifie que plus la densité de bananiers est importante, moins il y a d'écarts de biomasse attribuables à l'azote. Cela suggère un moindre impact de la compétition intra-spécifique, voire même un effet positif des interactions intraspécifiques sur la production de biomasse, comme par exemple une amélioration de la capacité d'échange cationique du sol (Tully et al. 2013), alors que dans le même temps l'abondance de bananiers dans la placette semble associée à une restriction de la matière organique du sol et de sa décomposition (azote du sol). Il me semble que des investigations supplémentaires sont nécessaires pour comprendre l'effet de l'abondance des bananiers sur la production.





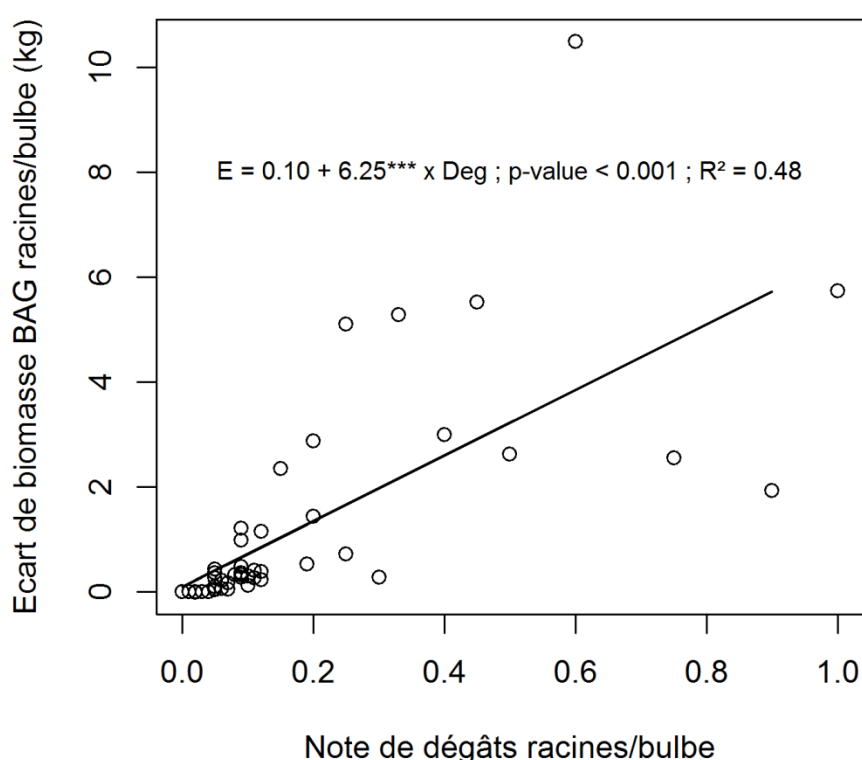
**Figure 9.** Ecart de biomasse attribuable à l'azote vs écart de biomasse attribuable à l'ombrage.

## II.2. Effet du partage des ressources sur les écarts de rendement associés aux dégâts des BAG

Les écarts de biomasse attribuables au BAG foliaire, à la cercosporiose noire en l'occurrence, sont généralement très faibles ( $0.8 \pm 0.6$  kg en moyenne) comparativement aux écarts de biomasse attribuables à l'ombrage. L'AUDPC du nombre de feuilles nécrosées a un effet significatif sur les écarts de biomasse attribuables au BAG foliaire. Les écarts de biomasse attribuables aux BAG des racines ou du bulbe ont un effet négatif quasi-significatif ( $p\text{-value} = 0.050$ ) sur les écarts de biomasse attribuables à la cercosporiose noire. Cela suggère que la culture peut allouer une plus grande quantité de biomasse aux racines, au détriment des feuilles, pour compenser le stress azoté résultant de la réduction de la capacité d'absorption de l'azote induit par les dégâts des BAG des racines ou du bulbe. Subséquemment, cela peut induire une réduction du rayonnement intercepté et donc

augmenter la disparité entre azote absorbé et rayonnement intercepté et la sensibilité de la biomasse au BAG foliaire qui amplifie la réduction du rayonnement.

Les écarts de biomasse attribuable aux BAG des racines ou du bulbe sont également très faibles ( $0.5 \pm 1.0$  kg en moyenne) comparativement à ceux attribuables à l'ombrage. Ils augmentent avec le niveau de dégâts aux racines ou au bulbe. Le niveau de dégâts à lui seul explique une large part de la variance expliquée par le modèle ( $R^2 = 48\%$  ; **Figure 10**).



**Figure 10.** Ecart de biomasse attribuable au BAG des racines ou du bulbe vs note de dégâts aux racines ou au bulbe.

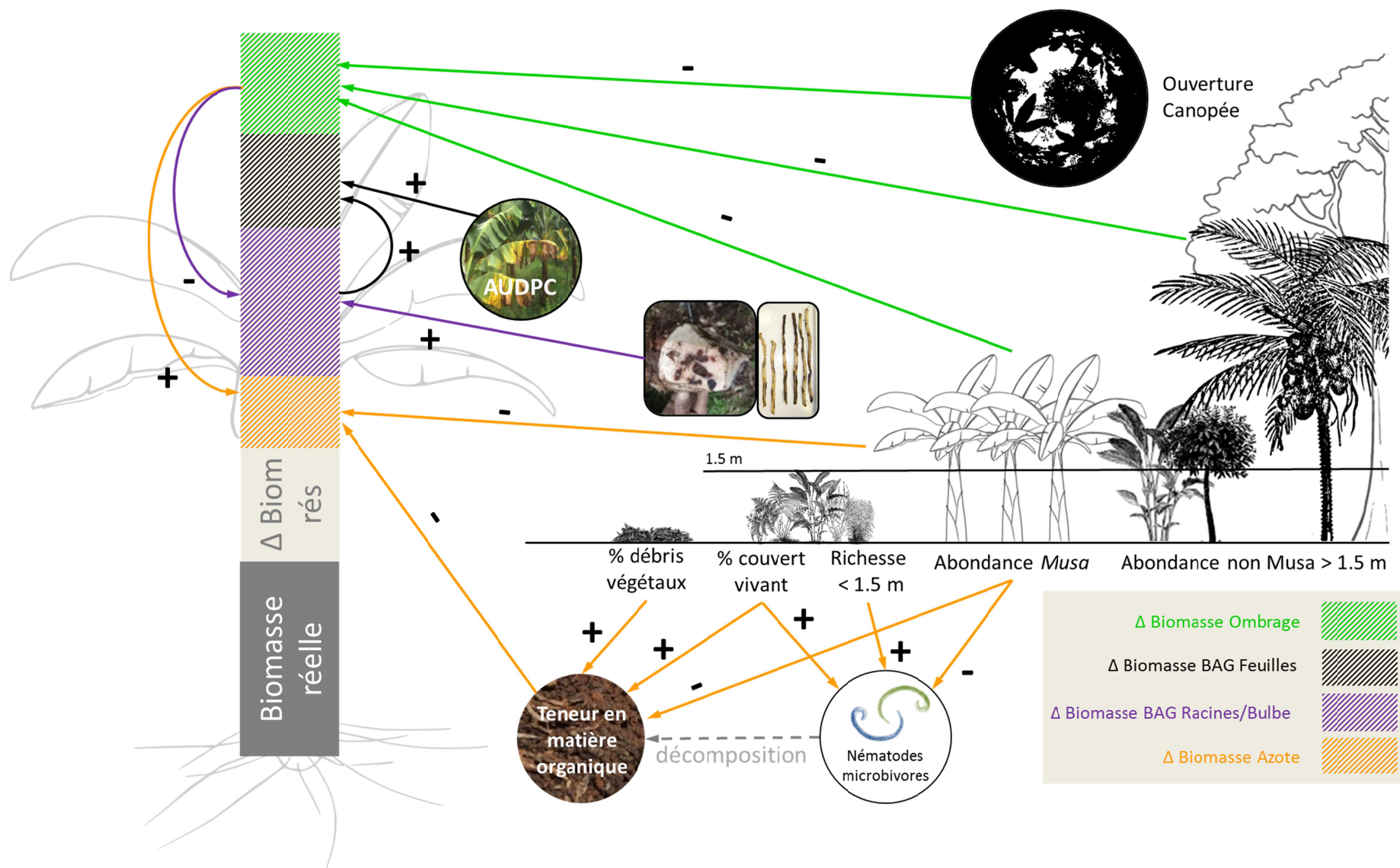
Cependant, les écarts de biomasse attribuables aux BAG des racines ou du bulbe diminuent avec les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage. L'ombrage réduit la biomasse produite et par conséquent la biomasse racinaire, d'autant plus que la plante peut allouer la biomasse au feuillage préférentiellement pour compenser la faible quantité de rayonnement. En conséquence, quand l'ombrage est important, la

biomasse racinaire est si faible que l'impact des BAG des racines ou du bulbe sur l'absorption d'azote a un impact moindre sur la biomasse produite.

La **figure 11** synthétise les relations mises en évidence entre la végétation et les écarts de biomasse attribuables aux différents facteurs potentiels de réduction. Les résultats de ce chapitre présentés dans ce manuscrit ne représentent que les données du Costa Rica. L'analyse des données de la Martinique permettra de renforcer (et peut-être modifiera) les conclusions tirées ici.

### I.1. Ecart de biomasse résiduels

Après avoir déduit les effets de l'ombrage, de la disponibilité de l'azote, des dégâts du BAG foliaire et des dégâts des BAG des racines ou du bulbe, il reste un écart de biomasse résiduel. Cet écart résiduel peut résulter (i) de l'effet de facteurs de réduction de la biomasse non pris en compte, comme par exemple les nutriments autres que l'azote ou le type de sol, et/ou (ii) d'une sous-estimation des écarts de biomasse attribuables aux facteurs étudiés.



**Figure 11.** Synthèse des effets de la communauté de plantes sur les écarts de biomasse attribuables à l'ombrage, à la disponibilité de l'azote, aux déchets du bioagresseur foliaire et aux déchets des bioagresseurs des racines ou du bulbe.

## Chapitre 6 – Discussion générale

### I. Mise en évidence des mécanismes de régulation écologique de trois BAG du bananier

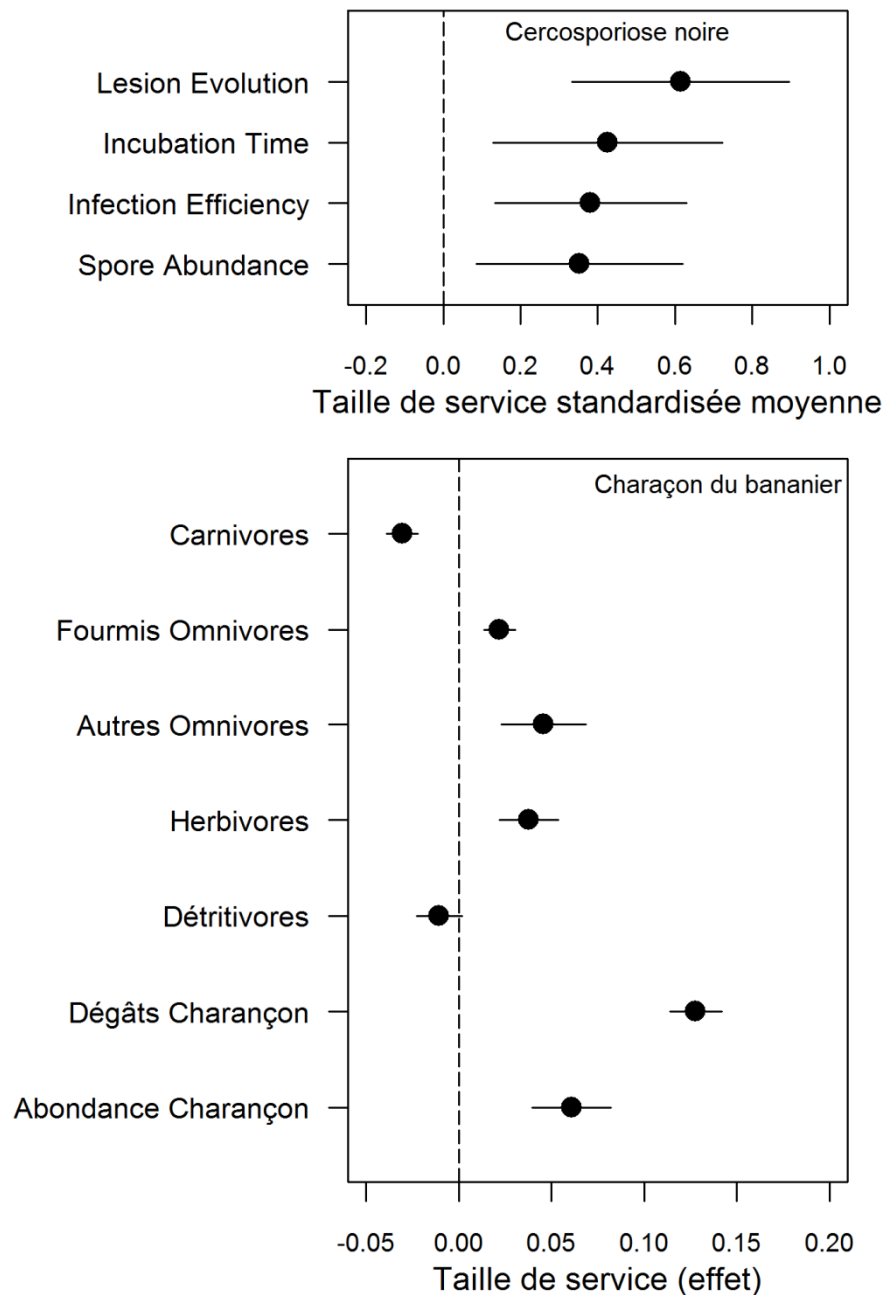
D'un côté, les pesticides menacent la santé, la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. De l'autre, la biodiversité dans les agrosystèmes peut promouvoir les interactions positives entre les plantes bénéfiques à la culture, telle que la régulation des BAG. De plus, les cultures peuvent être attaquées par différents BAG simultanément pouvant appartenir à différents taxons, vivre dans différents compartiments de l'écosystème, avoir différentes stratégies d'alimentation (spécialiste vs généraliste) et attaquer différents organes de la culture.

Cette partie de ma thèse a pour but de proposer des recommandations pratiques de gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle, permettant de restaurer les fonctions écosystémiques qui conduiront à la régulation synergique de plusieurs BAG. Je me suis intéressé à l'effet de la structure physique et de la composition de la communauté de plantes sur trois BAG importants des bananiers présentant des caractéristiques ayant des implications contrastées en termes de régulations écologiques (**Table 1**, Chapitre 2 II.3) et je fais ici la synthèse de toutes les voies de régulation identifiées pour proposer une perspective globale. La question que je pose est la suivante : quelle complexité de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle permet de maximiser les régulations écologiques de multiples BAG ? Premièrement, je fais un bilan général des services de régulation des trois BAG, puis je rappelle les mécanismes impliqués dans les régulations des trois BAG, et enfin je traduis la synthèse des mécanismes en recommandations pratiques.

#### I.1. Services de régulation des BAG

L'un des objectifs de cette thèse était de quantifier les services de régulation de trois BAG du bananier. Pour les nématodes et le charançon du bananier, j'ai estimé l'effet de la richesse végétale totale sur l'abondance, d'une part, et sur les dégâts, d'autre part, du BAG par le biais de modèles linéaires et comme mesure des tailles des

services de régulation supportés par la végétation en général. Dans le cas du charançon, j'ai également quantifié, par le biais de modèles linéaires, l'effet de la richesse végétale totale sur l'abondance de différents groupes trophiques potentiellement impliqués dans sa régulation. Pour la cercosporiose noire, j'ai quantifié les services de régulation de quatre phases du cycle infectieux de la maladie en comparant les données observées dans la placette ou sur le phytomètre à des mesures de contrôle ou à des niveaux potentiels estimés par ajustement de courbes-enveloppes. Pour estimer la régulation de l'abondance de spores, j'ai estimé l'abondance de spores potentielle compte-tenu du niveau de sources d'inoculum mesuré dans la parcelle en ajustant une courbe-enveloppe au nuage de points de l'abondance de spores observée vs le niveau de sources d'inoculum observé. J'ai ensuite calculé la moyenne de cette différence comme estimation de la taille du service de régulation de l'abondance de spores. Pour estimer la régulation de l'évolution des lésions, j'ai procédé de la même manière en estimant l'AUDPC potentielle en fonction de la densité de lésions observées grâce à une courbe-enveloppe. Pour estimer la régulation de la durée d'incubation, j'ai calculé la différence entre la durée d'incubation mesurée sur le phytomètre et celle mesurée sur la plante piège (utilisée pour estimer l'abondance de spores). J'ai ensuite calculé la différence moyenne comme estimation de la taille du service de régulation de la durée d'incubation. Pour estimer la régulation de la densité de spores, j'ai procédé de même en calculant cette fois-ci la différence entre la densité de lésions observée sur le phytomètre et sur la plante piège.



**Figure 4.** Tailles moyennes des services de régulation des quatre phases du cycle épidémique de la cercosporiose noire et tailles moyennes des services de régulation des abondances des groupes trophiques d'arthropodes et de l'abondance et des dégâts du charaçon du bananier. Les barres noires représentent les écarts-types.

La **figure 4** présente de manière synthétique et conjointe les résultats des estimations des tailles des différents services de régulation des trois BAG. Pour le charaçon et la cercosporiose noire, on peut se référer au Chapitre 4 II et III respectivement, pour plus de détails. Il est assez original d'avoir pu mettre en

évidence des régulations écologiques locales sur différentes phases du cycle infectieux de la cercosporiose. Pour les nématodes, les résultats n'ont pas été présentés dans le Chapitre 4 I car la richesse végétale totale n'a pas d'effet significatif sur les abondances des nématodes phytoparasites ni sur les dégâts de ces BAG. Je n'ai donc pas pu obtenir de taille de service de régulation pour ce BAG. Cela est probablement lié au caractère généraliste des nématodes phytoparasites qui sont plus sensibles à l'identité des plantes (statut d'hôte) qu'à la richesse en général. Cela ne veut pas pour autant dire qu'il n'y pas de régulations possibles.

De manière assez intéressante, je montre que des régulations écologiques liées à la végétation existent et qu'il est alors pertinent de chercher à comprendre les mécanismes responsables de ces régulations pour *in fine* les mobiliser. Dans les paragraphes suivants je présente la synthèse de ces mécanismes (détaillés dans le Chapitre 4) et sur cette base j'avance des recommandations quant à la gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle pour favoriser de manière synergique les régulations des trois BAG.

#### L'essentiel

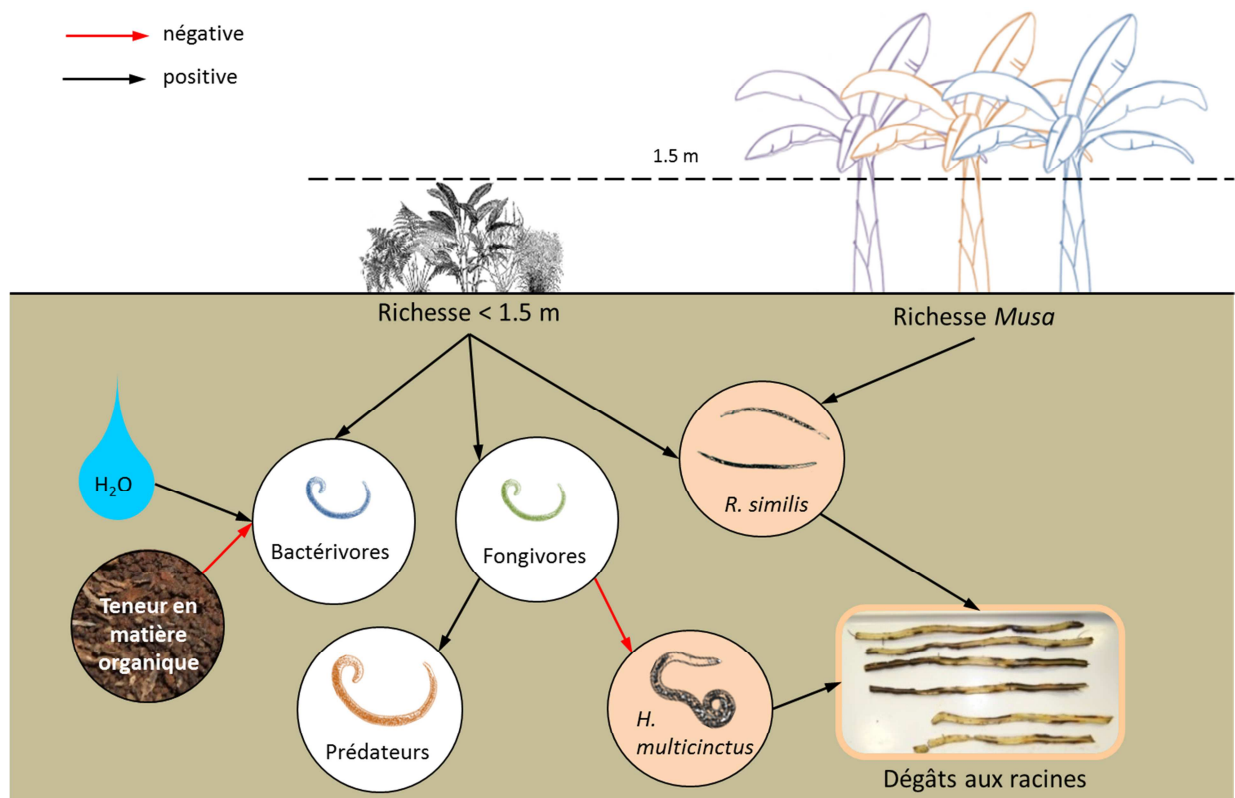
- Il existe une variabilité des niveaux de dégâts des BAG au sein du gradient de complexité de la communauté de plantes indiquant l'existence de régulations écologiques supportées par la communauté de plantes.
- Il est donc pertinent de chercher les caractéristiques de la végétation et les mécanismes écologiques sous-tendant ces régulations.

## I.2. Synthèse sur les mécanismes de régulation écologique des nématodes parasites du bananier

Seuls *Radopholus similis* et *Helicotylenchus multicinctus* sont significativement responsables des dégâts aux racines dans notre étude (**Figure 5**). La richesse en géotypes du genre *Musa* favorise l'abondance de *R. similis*. Il a été montré que la susceptibilité aux nématodes variaient entre les géotypes de *Musa* et qu'au sein d'un mélange de cultivars, le niveau d'infestation des géotypes les plus résistants



était négativement impacté et s'alignait sur le niveau d'infestation des génotypes les plus sensibles (Barbosa et al. 2009; Quénéhervé et al. 2011). En comparant les génotypes de *Musa* trouvés dans les placettes à celui du phytomètre (Cavendish), je peux présumer que j'observe le résultat d'un tel effet de susceptibilité d'association. La richesse de plantes en dessous de 1.5 m de hauteur favorise également directement l'abondance de *R. similis*. Au lieu d'avoir un effet négatif sur l'abondance du BAG lié à la dilution de l'hôte, l'addition de plantes autres que *Musa* dans la parcelle, augmente les probabilités de fournir des hôtes alternatifs aux nématodes qui sont des BAG généralistes pouvant parasiter de nombreuses familles de plantes (Castagneyrol et al. 2012; Jactel and Brockerhoff 2007; Quénéhervé et al. 2006). De plus, la richesse de plantes peut améliorer la qualité du régime alimentaires des nématodes et donc leur valeur sélective (survie, reproduction) (Bernays et al. 1994; Karban et al. 2010). La richesse de plantes en-dessous de 1.5 m de hauteur favorise également l'abondance de nématodes fongivores et bactérivores. La richesse végétale améliore la quantité et la qualité de la matière organique qui entre dans le réseau trophique souterrain et donc l'abondance des micro-organismes desquels se nourrissent les nématodes microbivores (Eisenhauer et al. 2010; Lange et al. 2015). De plus, la richesse de plantes est associée à un plus important LAI qui fournit des conditions microclimatiques plus favorables à l'activité des micro-organismes du sol (Lange et al. 2014), expliquant également la plus grande abondance de nématodes microbivores. Les nématodes bactérivores ne jouent pas de rôle dans la régulation des nématodes parasites du bananier significativement responsables des dégâts. Mais les nématodes fongivores semblent bien être impliqués dans la régulation de *H. multicinctus*. Plus précisément, puisque l'abondance de nématodes fongivores peut refléter l'abondance de champignons dans le sol, je pense que le lien négatif entre les nématodes fongivores et *H. multicinctus* reflète les plus nombreuses interactions des nématodes parasites du bananier avec des champignons parasites ou prédateurs des nématodes ou avec des champignons mycorhiziens étant en compétition avec les nématodes phytoparasites pour les sites d'infection et les produits de la photosynthèse des bananiers (Azcon-Aguilar and Barea 1996; Dong and Zhang 2006).



**Figure 5.** Synthèse des régulations écologiques des nématodes du bananier mises en évidence.

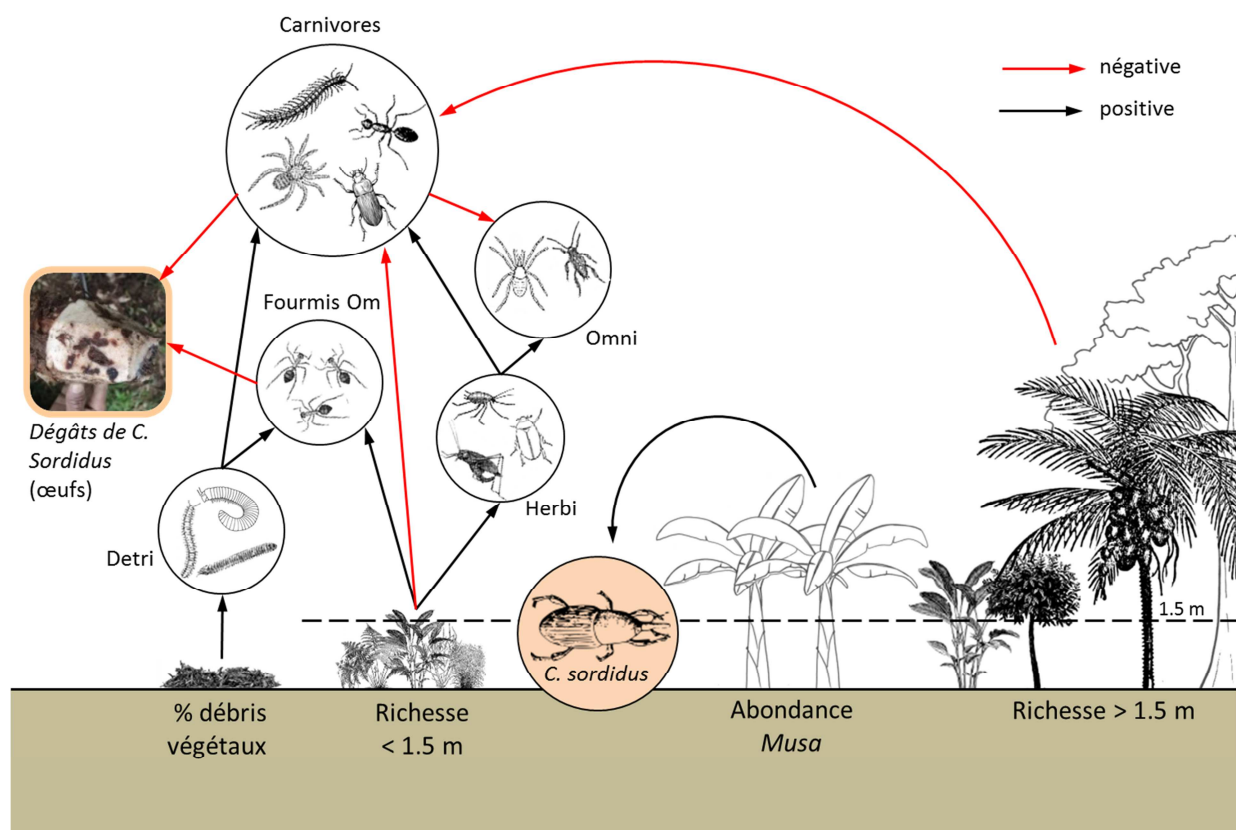
#### L'essentiel

- Les nématodes parasites du bananier sont des BAG généralistes sensibles à l'identité « hôte/non hôte » des plantes présentes.
- La richesse spécifique de la strate basse favoriserait l'abondance de champignons antagonistes impliqués dans la régulation des nématodes parasites du bananier.

### I.3. Synthèse sur les mécanismes de régulation écologique du charançon du bananier

L'abondance des charançons adultes est positivement reliée à l'abondance des bananiers dans la parcelle (**Figure 6**). Cela est vraisemblablement lié à une plus grande disponibilité de nourriture et de sites de ponte. La richesse de plantes en dessous d'1.5 m de hauteur et le % de sol couvert par des débris végétaux favorisent respectivement l'abondance de proies alternatives herbivores et détritivores, et

subséquentement l'abondance des niveaux trophiques supérieurs par cascade trophique « bottom-up ». Plus surprenant, j'ai trouvé que la richesse de plantes au-dessus et en-dessous de 1.5 m de hauteur a un effet négatif sur l'abondance des arthropodes carnivores. Ce groupe est largement composé d'araignées et il a été montré que l'abondance et l'activité des araignées pouvaient décroître avec la richesse de plantes (Birkhofer et al. 2008). Nous n'avons pas trouvé d'effet direct de régulation des charançons adultes par aucun des ennemis naturels potentiels. Cependant, il semble que les fourmis omnivores et les arthropodes carnivores jouent un rôle important dans la régulation des dégâts au bulbe, confirmant les suggestions de prédation des œufs par ces ennemis naturels (Abera-Kalibata et al. 2006; Carval et al. 2016; Koppenhöfer 1993a; Koppenhöfer et al. 1992; Mollot et al. 2012).



**Figure 6.** Synthèse des régulations écologiques du charançon du bananier mises en évidence.

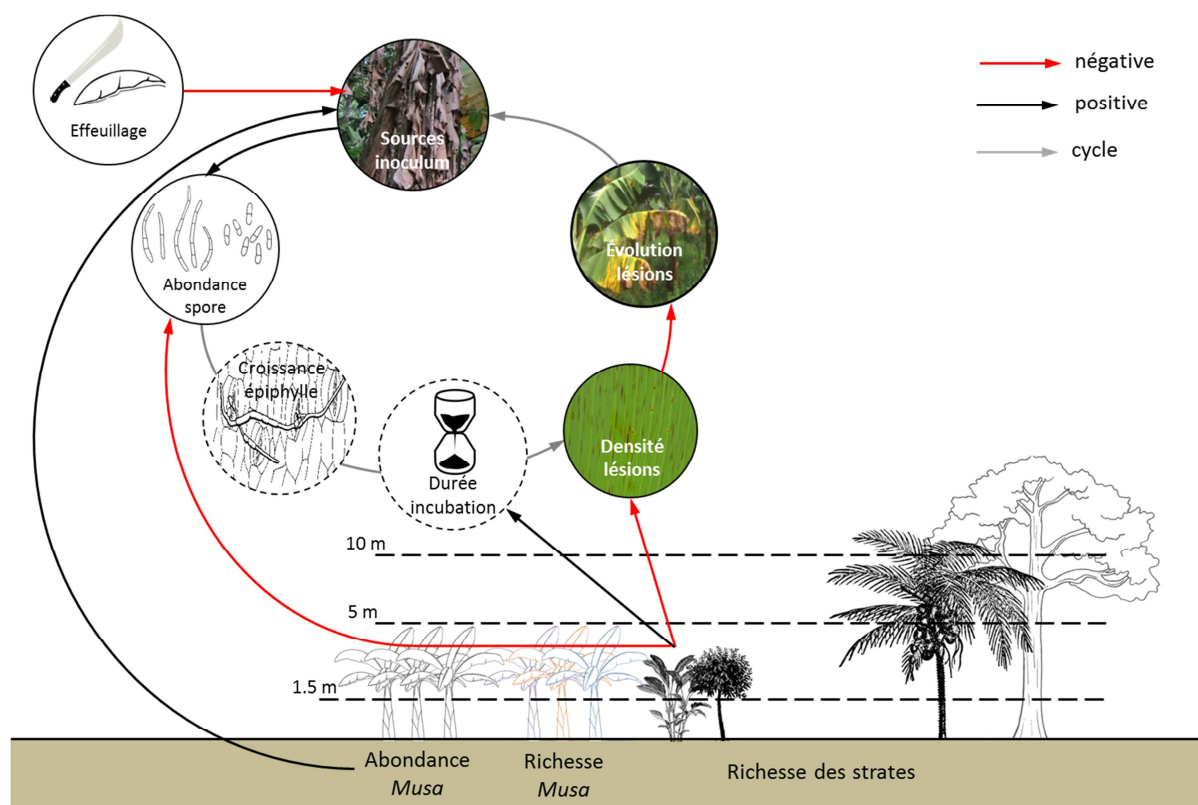
### L'essentiel

- L'abondance de charançons augmente avec l'abondance de bananiers.
- La prédation des œufs par les arthropodes carnivores et les fourmis omnivores semble impliquée dans la régulation des dégâts du charançon.
- La richesse de la strate basse (< 1.5 m) et le % de débris végétaux au sol favorisent l'abondance des proies alternatives herbivores et détritivores des ennemis naturels du charançon du bananier.

## I.4. Synthèse sur les mécanismes de régulation écologique de la cercosporiose noire

De manière assez évidente, j'ai montré que limiter le nombre de bananiers dans la parcelle ainsi qu'enlever plus fréquemment les feuilles nécrosées, en accord avec Marin et al. (2003) et Gauhl (1994), limite le niveau de sources d'inoculum local (**Figure 7**). Subséquemment, le niveau de sources d'inoculum local détermine en partie l'abondance de spores atteignant le feuillage du phytomètre, soulignant l'importance de l'inoculum local contrairement à d'autres auteurs (Burt et al. 1998). Mais l'abondance de spores est également régulée par la richesse de plantes entre 1.5 et 5 m de hauteur, compte-tenu du fait que cette richesse est potentiellement associée à un environnement physique plus complexe, de par la diversité des formes de plantes qu'elle contient et la densité globale de la canopée, et que ces caractéristiques peuvent être impliquées dans l'interception des spores et la perturbation des courants d'air (Boudreau 2013; Costes et al. 2013; Gómez-Rodríguez et al. 2003; Tivoli et al. 2013). La richesse de plantes entre 1.5 et 5 m de hauteur est aussi impliquée dans la régulation de l'efficacité d'infection de la maladie puisqu'elle augmente le temps d'incubation et réduit la densité de lésions. Je pense qu'une communauté de plantes plus riche forme une canopée plus dense et plus hétérogène et que cela affecte le microclimat à l'intérieur de la canopée et donc à la surface des feuilles des bananiers, sachant que les feuilles des bananiers se développent entre 1.5 et 5 m de hauteur en général. Dans le cas présent, le microclimat est affecté de manière non-favorable à la cercosporiose noire, et probablement limite la durée d'humectation des feuilles (Costes et al. 2013; Fouré and Moreau 1992; Jacome and Schuh 1992; Pincebourde and Woods 2012;

Seidelmann et al. 2016). Une communauté de plantes plus riche entre 1.5 et 5 m de hauteur représente également un ensemble de substrats foliaires plus divers, pouvant supporter un microbiote épiphyllé plus abondant et plus divers. *In fine*, cela peut se traduire par de plus grandes opportunités d'interactions de *M. fijiensis* avec des micro-organismes épiphyllés antagonistes pendant la phase de croissance épiphyllé (Beveraggi 1992; Ceballos et al. 2012; Meredith and Lawrence 1970; Pincebourde and Woods 2012).



**Figure 7.** Synthèse des régulations écologiques de la cercosporiose noire mises en évidence.

### L'essentiel

- Le niveau de sources d'inoculum local augmente avec l'abondance de bananiers et diminue avec la fréquence d'effeuillage.
- La richesse de la végétation entre 1.5 et 5 m de hauteur supportent plusieurs mécanismes écologiques de régulation de la cercosporiose noire, liés à l'interception des spores, à la régulation du microclimat et aux interactions des spores avec le microbiote épiphyllé.

### I.5. Mécanismes de régulation écologique en fonction des caractéristiques des BAG

Il apparaît que les BAG généralistes et spécialistes ne répondent pas de la même manière à la composition de la communauté de plantes. En effet, les BAG spécialistes sont plus sensibles que les BAG généralistes à l'abondance de leur hôte (de la culture) et donc aux effets de dilution. En revanche, dans le cas des BAG généralistes, tels que les nématodes, la richesse de la communauté de plantes est plus souvent associée à un maintien, voire à une augmentation, des niveaux de populations. En effet, le nombre d'espèces hôtes d'un parasite généraliste augmente très certainement avec le nombre d'espèces de plantes présentes. C'est alors l'identité des plantes, en termes de statut d'hôte qui importe. A richesse égale, une communauté contenant moins d'espèces hôtes du BAG généraliste sera plus résistante qu'une communauté contenant plus d'espèces hôtes, et dans ce cas l'effet de dilution s'exprimera.

Les débris végétaux jouent un rôle important dans les régulations des BAG inféodés au sol, souterrain ou aérien. D'une part, leur qualité et quantité déterminent la structure et composition des réseaux trophiques du sous-sol. D'ailleurs, de 50 à 99% de la biomasse végétale passe dans le compartiment souterrain sans avoir été consommée dans le compartiment aérien (Polis and Strong 1996). D'autre part, les débris végétaux représentent la base de la voie détritivore du réseau trophique des arthropodes du sol. Ils sont une source importante de nourriture et de refuges pour les arthropodes lucifuges et détritivores qui servent ensuite de proies aux ennemis naturels du charançon. La régulation des BAG du sol et du sous-sol dépend également fortement de la composition de la communauté de plantes de la strate basse, c'est-à-dire inférieure à 1.5 m de hauteur, comprenant principalement des espèces non-ligneuses. De façon intéressante, j'ai montré que la richesse de la communauté de plantes, plus que sa biomasse, assurait une présence accrue de proies alternatives (dans le cas du charançon) ou de nourriture (dans le cas des nématodes) pour les ennemis naturels permettant de soutenir la régulation des BAG.

Au contraire, les BAG inféodés aux strates supérieures du compartiment aérien dépendent de la composition et de la structure physique de la communauté de plantes dans les strates plus hautes de la végétation (au-dessus de 1.5 m).

L'anémochorie rend notamment *M. fijiensis* particulièrement sensible à la structure physique de la végétation et à ses effets d'interception et sur les courants d'air.

Dans tous les cas, j'ai montré que des régulations écologiques étaient possibles à l'échelle de la parcelle. Dans le cas de la cercosporiose noire, nous avons pu montrer l'importance de ces régulations locales malgré la dispersion longue-distance des ascospores (Rieux et al. 2014) et contrairement à des travaux précédents (Burt et al. 1998).

Les communautés de micro-organismes de la rhizosphère et des feuilles ont des rôles comparables dans la régulation des nématodes parasites du bananier et de la cercosporiose noire, respectivement. Les microbiotes souterrain et épiphyllé apparaissent comme des éléments importants du contrôle biologique de conservation des BAG et leurs relations avec le milieu devraient être mieux étudiées.

La **table 1** résume les caractéristiques de la végétation impliquées dans la régulation des BAG les plus importantes en fonction de la stratégie alimentaire et du compartiment du BAG.

**Table 1.** Caractéristiques de la végétation impliquées dans la régulation des BAG les plus importantes en fonction de la stratégie alimentaire et du compartiment du BAG.

Type de BAG		Exemples	Caractéristiques de la végétation importante en termes de régulation
Stratégie alimentaire	Spécialiste	<i>C. sordidus</i> <i>M. fijiensis</i>	Abondance hôte (effet de dilution)
	Généraliste	<i>R. similis</i> <i>P. coffeae</i> <i>H. multicinctus</i> <i>Meloidogyne</i> spp.	Identité des plantes (statut d'hôte)
Compartiment	Aérien (anémochorie)	<i>M. fijiensis</i>	Structure de la végétation (effet de barrière et sur les courants d'air)
	Sol ou sous-sol	<i>C. sordidus</i> <i>R. similis</i> <i>P. coffeae</i> <i>H. multicinctus</i> <i>Meloidogyne</i> spp.	% débris végétaux au sol (base des réseaux trophiques) Richesse de la strate basse de la végétation (<1.5 m) (diversité et abondance des ennemis naturels)

### L'essentiel

- Les caractéristiques de la végétation et les mécanismes impliqués dans la régulation des BAG varient en fonction des caractéristiques des BAG en termes de stratégie alimentaire, de compartiment ou de strate occupée et de mode de dispersion.

## II. Implications pratiques pour la gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle pour la fourniture de services de régulation multiples

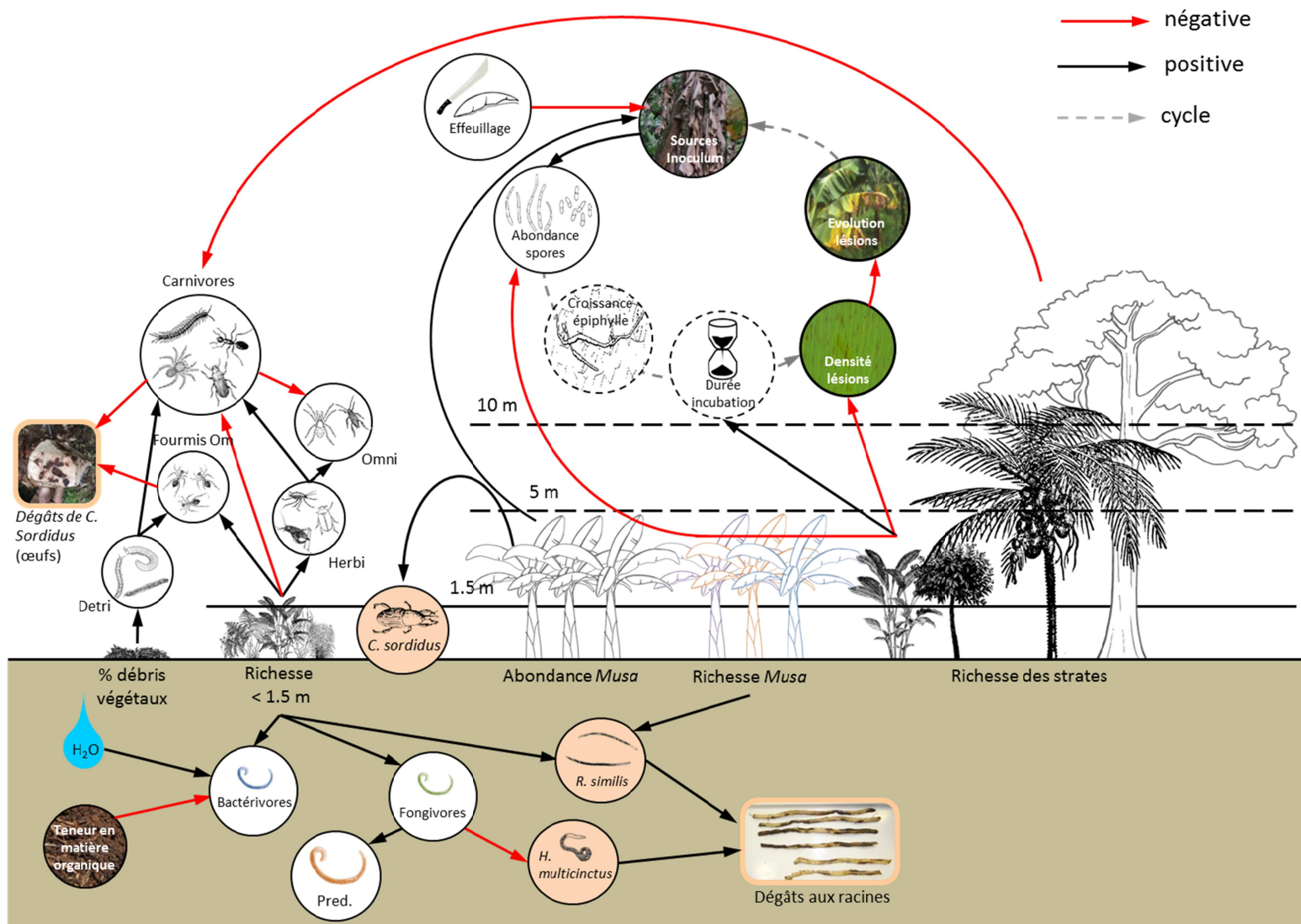
La somme des résultats concernant les régulations écologiques mises en évidence pour chacun des trois BAG étudiés, montre que le système global étudié est relativement complexe (**Figure 8**). Cependant, nous avons montré qu'il était possible de le décomposer pour le comprendre et ensuite d'en reconstruire une image globale pour dégager les synergies que ce système peut contenir. Ici, je discute des recommandations pratiques pour la régulation synergique de multiples BAG émanant des résultats sur les régulations écologiques des différents BAG.

En termes de service de régulation des BAG, je suggère cinq recommandations pratiques concernant la gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle. Premièrement, une matrice de couverts du sol complexe, composée de patches de sol nu, de patches de débris végétaux et de patches de couvert vivant, favoriserait l'abondance des proies alternatives herbivores et détritivores ainsi que l'activité de prospection de certains ennemis naturels, tels que les araignées qui se déplacent mieux en milieu ouvert. Deuxièmement, au sein des patches de couvert vivant, il serait important de promouvoir la richesse spécifique, et pas seulement la biomasse (comme ce qui est fait aujourd'hui avec les couverts monospécifiques pour la conservation du sol et le contrôle des adventices), pour contribuer à supporter une plus grande abondance de proies alternatives herbivores. Cependant, les espèces composant ces patches de couvert vivant devraient rigoureusement exclure les espèces hôtes des BAG généralistes. Cela suggère qu'il est préférable de maîtriser la composition du couvert plutôt que de laisser un couvert spontané s'installer. Troisièmement, il est important de diversifier la strate de végétation entre 1.5 et 5 m de hauteur (là où se développent les feuillages des bananiers) pour créer des



conditions microclimatiques défavorables à *M. fijiensis*, promouvoir l'abondance et la diversité du microbiote épiphyllé et donc potentiellement les interactions de *M. fijiensis* avec des micro-organismes antagonistes pendant la phase de croissance épiphyllé et pour rendre l'environnement physique de la canopée plus complexe et ainsi favoriser l'interception des spores par les plantes non hôtes. Quatrièmement, limiter la densité de *Musa* dans la parcelle permet, par effet de dilution, de réduire la connectivité entre les hôtes des BAG (en particulier *M. fijiensis* et *C. sordidus*) et la disponibilité de la ressource et des sites de ponte ou d'infection des BAG. Enfin, en cas de mélange variétal, il est préférable d'inclure des génotypes les plus résistants possibles aux BAG (notamment aux nématodes) pour limiter le niveau global d'infestation de la parcelle, car celui-ci s'ajuste au niveau d'infestation du génotype le plus sensible.

Il est clair que réduire la densité de *Musa* et augmenter la richesse des plantes non-cultivées peut affecter la production par réduction du rendement par unité de surface ou par compétition pour les ressources avec les plantes associées. Cela est peu probablement acceptable pour les agriculteurs et pourrait compromettre la mise en œuvre des régulations écologiques des BAG. Cependant, pour limiter les potentielles pertes de rendement liées à la diversification de l'agroécosystème, les producteurs pourraient (i) inclure d'autres cultures de rente comme biodiversité, (ii) profiter d'autres interactions positives entre plantes (cycle, biogéochimique, symbioses mycorhiziennes), ou (iii) veiller à ce que les plantes incluses dans leurs parcelles favorisent la complémentarité d'usage des ressources (légumineuses) ou contribuent à limiter la disparité entre les ressources pour optimiser l'efficacité d'utilisation des ressources de la culture (arbres d'ombrage).



**Figure 8.** Synthèse globale des régulations écologiques des trois BAG du bananier mises en évidence.

### III. Services de régulation des bioagresseurs et de production dans les agroécosystèmes diversifiés

Dans ce paragraphe, je discute (i) de l'effet de la complexité de la végétation sur les services de régulation des BAG et de production, (ii) des interactions entre dégâts des BAG et partage des ressources à l'échelle de la plante cultivée et (iii) des synergies possibles entre biodiversité et productivité des agroécosystèmes.

#### III.1. Effets globaux de la végétation sur les services

Les résultats démontrent que la complexité de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle est liée à la fois aux services de régulation de multiples BAG mais également au service de production associé à la culture (**Table 1**). Certaines caractéristiques de la communauté de plantes jouent sur un seul des deux services, tandis que d'autres jouent sur les deux. De manière générale, le fort ombrage dans le jeu de données limite l'analyse des relations entre les différents facteurs de réduction de la biomasse.

L'ouverture de la canopée affecte de façon majeure la production en régulant la quantité de rayonnement atteignant la culture quand celle-ci, comme ici, croît en-dessous. Elle n'est pas impliquée directement dans la régulation des BAG. L'ouverture de la canopée est en fait une mesure inverse de la complexité de la végétation puisqu'elle va de pair avec des strates supérieures de la végétation moins complexes.

Le % de couvert vivant, représentant la biomasse de plantes, favorise doublement la disponibilité de l'azote en augmentant la teneur en matière organique du sol et la décomposition de cette dernière (chapitre 5), mais n'est impliqué dans la régulation d'aucun des BAG du bananier. Le % de sol couvert de débris végétaux a un effet positif à la fois en termes de régulation du charançon du bananier, via son rôle de pourvoyeur de proies alternatives détritivores aux ennemis naturels, et en termes de disponibilité de l'azote, via son effet positif sur la teneur en matière organique du sol. La richesse spécifique de la strate basse de la végétation (<1.5 m de hauteur) a un effet positif à la fois en termes de régulation du charançon du bananier, via son rôle comme pourvoyeur de proies alternatives herbivores et de ressources végétales aux

ennemis naturels, et en termes de disponibilité de l'azote, via son effet positif sur la décomposition de la matière organique en nutriments assimilables. Cependant, si la richesse n'est pas soigneusement composée pour limiter la présence d'hôtes des nématodes parasites du bananier, elle peut avoir un effet négatif sur la culture en favorisant les populations de nématodes parasites dans la parcelle. Pour que la strate basse de la végétation ait un effet net positif maximal sur la culture, elle doit être diversifiée de manière réfléchie. Globalement, on observe que la richesse de la strate basse de la végétation (<1.5 m) et sa biomasse (et donc la biomasse et la qualité de la litière) jouent un rôle positif synergique sur la régulation des BAG, notamment ceux inféodés au sol, et sur la disponibilité de l'azote.

La richesse spécifique de la végétation entre 1.5 et 5 m de hauteur a un effet positif en termes de régulation de la cercosporiose noire, via ses effets sur le microbiote épiphyllé et la dispersion des spores, et un effet négatif en termes de régulation du charançon du bananier, via son effet négatif sur les ennemis naturels. Plus précisément, dans le cas du charançon, il s'agit de la végétation au-dessus d'1.5 m sans limite supérieure, mais les deux valeurs sont très corrélées (coefficient de corrélation de Pearson = 0.80 ; p-value < 0.001). La richesse spécifique de la végétation entre 1.5 et 5 m de hauteur n'a pas d'effet sur la production. Cependant, l'abondance de la strate haute de la végétation (>1.5 m de hauteur) a un effet positif en termes de production, notamment en réduisant la sensibilité de la production à la disponibilité du rayonnement.

La richesse génotypique des *Musa* peut favoriser les populations de nématodes parasites du bananier selon la sensibilité des différents génotypes présents à ces BAG. Pour limiter cet effet, le mélange variétal doit comporter les génotypes les plus résistants ou tolérants possibles. En résumé, l'effet du mélange variétal sur la régulation des BAG dépend de la composition de ce mélange, et notamment du statut d'hôte ou de la sensibilité des génotypes. La diversité génotypique n'aura un effet positif en termes de régulation des BAG sur un génotype donné que si les autres génotypes sont plus résistants que lui. Le niveau d'infestation global du mélange variétal s'ajuste au niveau de sensibilité du génotype le plus sensible.

**Table 1.** Synthèse des effets de certaines caractéristiques de la complexité de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle sur les services de régulation de trois bioagresseurs et de production du bananier.

Strate ou compartiment	Caractéristique végétation	Service régulation			Service de production			
		Nématodes	Charançon	Cercosporiose	Nématodes & Charançon	Cercosporiose	Rayonnement	Azote
Strate haute non <i>Musa</i>	Ouverture canopée						+	
	Abondance > 1.5 m						+	
	Richesse > 1.5 m		-					
	1.5m < richesse < 5m			+				
<i>Musa</i>	Abondance		-	-			+	+/-
	Richesse	-						
Strate basse non <i>Musa</i>	Richesse < 1.5m	+/-	+					+
	% couvert vivant							+
	% débris végétaux		+					+

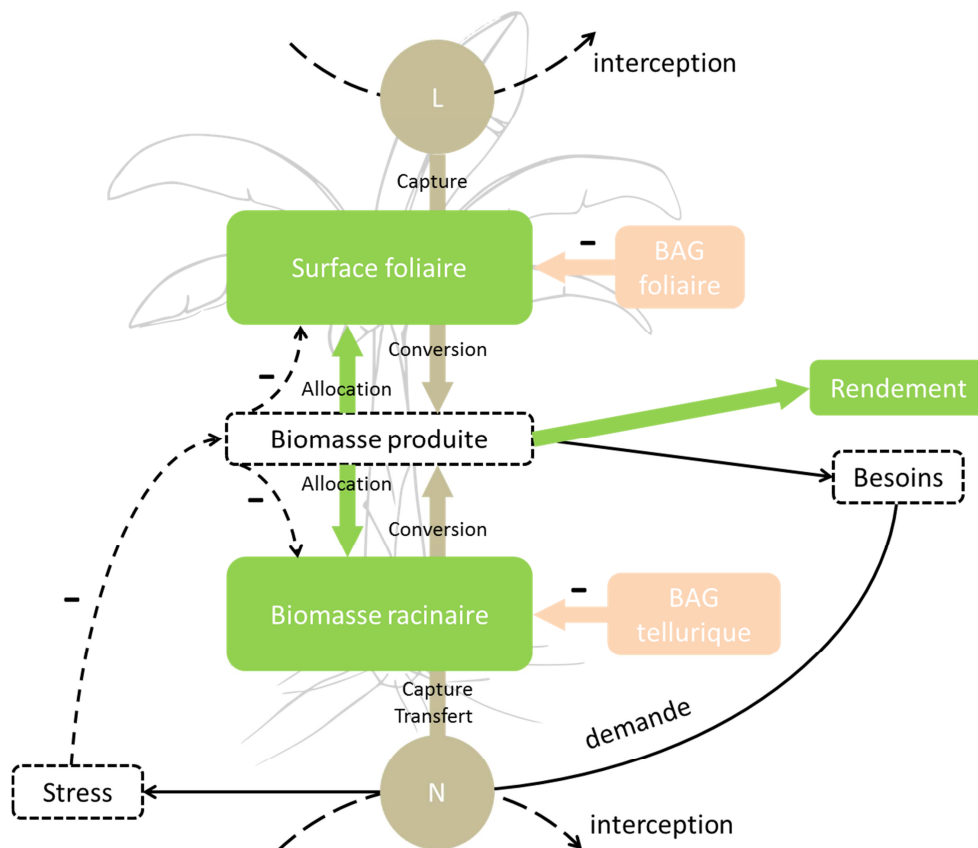
De façon logique, l'abondance des bananiers a un effet négatif en termes de régulation du charançon du bananier et de la cercosporiose noire. Cela illustre l'hypothèse de concentration des ressources de Root (1973) et est, en fait, l'essence-même du problème des BAG en agriculture. Par ailleurs, il semble que l'abondance de bananiers ait un effet net positif sur la production, en limitant les pertes de rendement liées à l'azote, tout en ayant un effet négatif sur la teneur en matière organique et sa décomposition. Les données ici, ne permettent pas de comprendre la nature des interactions intraspécifiques positives sous-jacentes à cet effet net positif.

L'abondance de bananiers et la richesse de la végétation au-dessus de 1.5 m de hauteur sont les deux seules caractéristiques de la communauté de plantes ayant des effets antagonistes sur les régulations de différents BAG ou sur la régulation des BAG et la disponibilité des ressources. En dehors de cela, il ne semble pas y avoir de compromis majeur entre les services de régulation des BAG et de production. Les deux types de services impliquent des caractéristiques de la végétation différent ou similaires mais ayant un effet synergique. Cela signifie que la régulation des BAG et le partage des ressources peuvent être optimisés de manière synergique via la gestion de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle.

Il semble que l'optimisation de la régulation des BAG et du partage des ressources via la diversification des agroécosystèmes ne soit pas contradictoire moyennant certaines règles d'assemblages. Cependant, les interactions entre les différents facteurs de réduction de biomasse (disponibilité des ressources et dégâts des BAG) complexifient les effets globaux de certaines caractéristiques de la végétation sur le service de production. Par exemple, augmenter l'ouverture de la canopée a un effet positif sur la production via le rayonnement mais augmente également la sensibilité de la culture aux dégâts des BAG. Et si l'on diminue l'ouverture de la canopée pour limiter la sensibilité de la culture aux dégâts des BAG, cela augmente sa sensibilité à l'azote. Il en ressort que, globalement, les effets positifs de la végétation en termes de régulation des BAG ne se traduisent pas forcément en effets positifs sur la production.

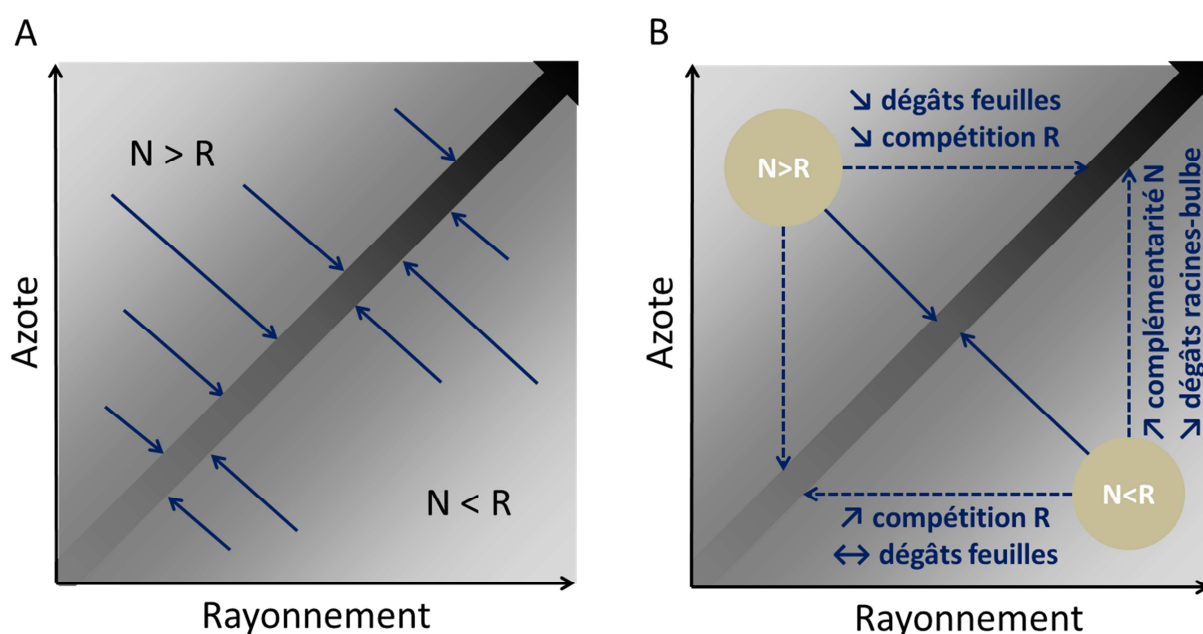
### III.2. Interactions entre plantes et service de production

Dans le chapitre 3, j'ai montré comment les niveaux minimaux de régulation des BAG foliaire et des racines ou du bulbe, requis pour compenser les pertes de rendement liées à la compétition pour la lumière et l'azote, variaient avec la disponibilité des ressources et le profil d'interception des ressources de la plante associée. L'interaction entre la disponibilité des ressources et le profil d'interception de la plante associée détermine la disponibilité des deux ressources. Les dégâts aux feuilles ou aux organes de la culture impliqués dans l'absorption des nutriments (racines et bulbe) déterminent la capacité de la plante à capter la lumière et à absorber les nutriments respectivement. *In fine*, la plante cultivée accède à des quantités de ressources pour sa production de biomasse qui sont déterminées à la fois par la disponibilité des ressources, compte-tenu du milieu et de leur partage, et par la quantité de ses organes sains et fonctionnels (**Figure 1**).



**Figure 1.** Représentation des interactions entre interception des ressources par une plante associée et dégâts des BAG à l'échelle physiologique d'une plante cultivée.

La disponibilité relative des deux ressources par rapport aux besoins de la culture détermine l'efficacité d'utilisation des ressources et donc la biomasse produite. Plus la disparité entre les deux ressources est grande, plus les pertes de rendement sont importantes. Réduire les pertes de rendement revient donc à réduire la disparité entre les deux ressources (azote et lumière) (**Figure 2**). Dans un agroécosystème donné, l'ajustement relatif des niveaux de ressources pour atteindre une utilisation optimale des ressources peut se faire via l'ajustement des biomasses d'organes fonctionnels de la culture ou par un accès à la culture à une plus grande quantité de ressources.



**Figure 2.** Relation théorique entre la disponibilité en azote (N) et en rayonnement (R) et son effet sur la production (d'après les résultats du Chapitre 3 de cette thèse). Le dégradé du gris clair au gris foncé représente le niveau de production et indique qu'il augmente à mesure que l'on se rapproche de la satisfaction des besoins en azote et rayonnement, autrement dit à mesure que l'on s'approche de l'efficacité d'utilisation des ressources optimale. Quand les besoins en azote et rayonnement sont également satisfaits, on atteint le niveau de production optimal qui augmente avec la disponibilité des ressources. **(A)** Réduire la disparité entre azote et rayonnement permet de se rapprocher du niveau potentiel de production. **(B)** L'écart entre le niveau de production observé et le niveau de production potentiel peut se décomposer en deux : une composante 'rayonnement' qui est liée à la régulation du BAG foliaire ou à la réduction de la compétition pour le rayonnement et une composante 'azote' qui est liée à la régulation du BAG des racines ou du bulbe ou à la réduction de la compétition pour l'azote.



Le modèle que j'ai utilisé dans le chapitre 3 simule les effets de la compétition pour les ressources entre la plante cultivée et une plante associée et les effets des services de régulation des BAG, découlant de mécanismes écologiques de régulation non représentés dans le modèle, sur la production de biomasse. Cependant, il ne prend pas en compte les autres mécanismes, physiologiques ou écologiques (interactions entre plantes de type compétition ou complémentarité), permettant de moduler la disparité des ressources disponibles pour la culture (soit par augmentation de la biomasse d'organe fonctionnel, soit par complémentarité) et donc sa productivité. Par exemple, le formalisme du modèle ne tient pas compte de la capacité de la culture à moduler l'allocation de la biomasse produite vers différents organes, et notamment vers ceux consacrés à l'acquisition de la ressource la plus limitante (Tilman 1988) ou du possible effet positif des plantes associées sur le cycle des nutriments (Isaac et al. 2007a; Tully et al. 2012). Les résultats du chapitre 5 sur les effets des caractéristiques de la complexité de la végétation sur la production de biomasse du phytomètre reflètent justement la somme de tous les mécanismes d'interactions entre les plantes et d'ajustements physiologiques de la culture opérant réellement dans l'agroécosystème. Je discute dans ce qui suit des différences entre la théorie (chapitre 3) et la pratique (chapitre 5).

Dans le chapitre 3, j'ai montré que la sensibilité de la production de biomasse aux BAG (les besoins en régulation) dépend du niveau de ressources disponibles pour la culture, c'est-à-dire dans le milieu après partage éventuel. A mesure que le rayonnement augmente, l'ombrage créé par cet arbre finit par induire des pertes de rendement par rapport à la culture monospécifique. Dans ce cas, la régulation du BAG foliaire permet de conserver une surface foliaire fonctionnelle plus grande et donc de compenser ces pertes de rendement. Ici, la régulation des BAG comme mécanismes de facilitation entre plantes, permet de compenser l'impact du partage des ressources sur la production de la culture. Cela veut aussi dire qu'à niveau de rayonnement égal, les cultures ombragées seront plus sensibles aux dégâts d'un BAG foliaire que les cultures en plein soleil. Dans des conditions de fort rayonnement (cultures en plein soleil par exemple) et à niveau d'azote égal, la disparité entre azote et lumière augmente et cela se traduit physiologiquement par un stress azoté qui peut être compensé à la fois par une augmentation de la biomasse racinaire résultant de la régulation des dégâts des BAG des racines ou du bulbe et à la fois

par une réduction de l'interception de la lumière, donc de la surface foliaire fonctionnelle (au-delà de la réduction de surface foliaire subséquente au stress azoté). Ce dernier ajustement peut se traduire par un maintien d'un certain niveau de dégâts aux feuilles. En d'autres termes, dans des conditions de rayonnement important, la culture, si elle est plus sensible aux dégâts des BAG racinaires, peut supporter un niveau de dégâts foliaires plus important qu'en monoculture pour un niveau de production donné.

A mesure que la disponibilité de l'azote s'améliore dans le milieu, les besoins en régulation des BAG des racines ou du bulbe (organes impliqués dans l'absorption des éléments minéraux) pour atteindre un rendement équivalent à celui en culture monospécifique diminuent. Autrement dit, la sensibilité de la culture au BAG des racines ou du bulbe diminue avec la quantité d'azote. Quand le taux de minéralisation de l'azote est suffisamment élevé pour satisfaire les besoins de toutes les plantes et éliminer la compétition entre la culture et la plante associée, il n'y a plus de stress azoté et la régulation des BAG ne représente plus une facilitation. Ce basculement dans le rôle de la diversité corrobore l'hypothèse que le sens des interactions entre les plantes change avec le niveau de sévérité des conditions environnementales (Brooker et al. 2008), avec en général une plus grande tendance aux interactions positives en milieu sévère (ou pauvre dans le cas présent). Dans des situations d'extrême fertilité, on montre même que le niveau de régulation des dégâts aux racines ou au bulbe peut être inférieur à celui qui prévalait dans la monoculture sans que cela n'entraîne de pertes de rendement. La réduction du stress azoté avec l'augmentation de la fertilité résulte également en une plus grande surface de feuilles produite, ce qui compense une part des pertes de rendement. En conséquence, cela limite aussi le taux de régulation du BAG foliaire requis. Tout cela revient à dire que la sensibilité de la production de biomasse aux dégâts des BAG des racines ou du bulbe, et aux dégâts du BAG foliaire dans une moindre mesure, diminue avec la disponibilité de l'azote. Cela signifie que, dans ces conditions de fertilité élevée, la culture pourrait supporter des dégâts plus importants qu'en monoculture pour un même niveau de production. En comparaison, je n'observe pas d'effet de la disponibilité de l'azote sur la sensibilité de la biomasse aux dégâts des BAG (chapitre 5). Cela est ici probablement dû au fort impact de l'ombrage sur la production de biomasse qui masque les effets attendus. En effet, l'ouverture de la

canopée est en moyenne très faible dans les placettes au Costa Rica ( $14.1 \pm 5.3 \%$ ), laissant entrer peu de lumière et limitant fortement la production de biomasse.

Dans le scénario d'association avec un arbre fixateur d'azote (chapitre 3), la complémentarité pour l'azote limite les pertes de rendement et donc le niveau de service de régulation des BAG requis. Cela revient à dire que la complémentarité, qui est une autre forme d'interaction positive entre plantes, permet de compenser une partie de l'impact des dégâts des BAG sur la production de biomasse. Dans les scénarios d'association avec des plantes non-fixatrices d'azote (chapitre 3), c'est-à-dire quand il n'y a pas de complémentarité pour l'azote, les pertes de rendement en conditions d'extrême infertilité sont si importantes (fort effet combiné de la compétition et de la pauvreté du milieu en azote) que le niveau de rendement de la culture monospécifique n'est jamais atteignable quel que soit le niveau de régulation des BAG. Dans ce cas, la combinaison de deux types d'interactions positives entre plantes, *i.e.* la facilitation par régulation des BAG et la différenciation des niches pour l'usage de l'azote (complémentarité), ne suffisent pas à compenser la pauvreté du milieu en azote.

Le chapitre 3 suggère que, dans des conditions de fort rayonnement, la production de biomasse est élevée mais résulte en une forte demande en azote qui peut conduire à un stress si l'azote disponible n'est pas suffisant pour couvrir ces importants besoins. Ce stress réduit la production de biomasse et donc entraîne des pertes de rendement qui sont trop élevées pour qu'une régulation totale des BAG suffise à atteindre le rendement de la culture monospécifique. Dans cette situation, l'augmentation du taux de régulation des BAG des racines ou du bulbe avec le rayonnement confirme que la culture a besoin d'augmenter sa biomasse racinaire fonctionnelle pour couvrir ses besoins. Dans la pratique, les effets de la compétition pour les ressources et des dégâts des BAG ne sont pas indépendants (Haag et al. 2004). Ainsi, la compensation des dégâts des BAG par une croissance accrue de l'organe attaqué peut altérer la répartition de la biomasse entre les organes, et affecter la compétitivité de la plante pour l'acquisition de certaines ressources. En d'autres termes, l'allocation de ressources pour compenser les dégâts des BAG affectant l'acquisition d'une ressource donnée peut limiter la compétitivité de la plante pour l'acquisition d'autres ressources. Ce type de compromis n'est pas pris en compte dans le modèle du chapitre 3 alors que les résultats du chapitre 5 semblent

indiquer que, dans des situations de fort ombrage, la plante compense le faible rayonnement par une allocation plus importante de la biomasse aux feuilles au détriment des racines, tel que suggéré par la plus forte sensibilité de la biomasse à l'azote.

Les agroécosystèmes divers biologiquement, dans lesquels la culture est attaquée par différents BAG, peuvent être aussi productifs que des systèmes monospécifiques si les plantes présentes présentent des traits relatifs à l'acquisition des ressources et à la régulation des BAG permettant de limiter la disparité entre les ressources auxquelles la culture accède. La performance d'une culture dans une communauté de plantes ayant des propriétés données en termes de complémentarité (ou compétition) et de régulation des BAG dépend de la disponibilité relative des ressources azote et lumière (**Figure 2**). Les traits des plantes et propriétés de la communauté en résultant doivent permettre de réduire cette disparité en maximisant simultanément l'efficacité d'utilisation de l'azote et l'efficacité d'utilisation de la lumière. Les propriétés de la communauté pour le partage des ressources et la régulation des BAG requises pour maximiser la productivité varieront avec l'état initial de disponibilité des deux ressources. Le partage des ressources et le niveau de régulation des BAG sont des propriétés des communautés émergeant des traits des plantes qui les composent. La question est de savoir quels sont les traits des plantes qui favoriseront les propriétés requises. Les propriétés des communautés peuvent émerger des espèces présentes mais aussi de leur arrangement les unes par rapport aux autres. La gestion de la communauté de plantes pour trouver le meilleur compromis entre diversité et productivité en fonction de conditions de ressource doit alors résulter de l'assemblage de certaines espèces pour maximiser les interactions positives (bénéfiques pour la culture) entre la culture et les autres plantes de la communauté.

### **L'essentiel**

- Les propriétés de la communauté en termes de partage des ressources et de régulation des BAG déterminent respectivement les quantités de ressources disponibles pour la culture et de la fonctionnalité de ses organes. Elles déterminent donc conjointement la performance de la culture.
- La sensibilité de la culture (biomasse) aux dégâts des BAG dépend de la disponibilité des ressources. Dans des conditions de ressources élevées, la culture peut supporter des niveaux de dégâts des BAG plus importants en association qu'en peuplement monospécifique.
- Pour maximiser simultanément diversité et productivité dans les AES, il faut choisir des plantes et les assembler spatialement pour maximiser les interactions positives entre elles et bénéfique à la culture.
- La production de biomasse de la culture dépend de multiples mécanismes physiologiques ou écologiques (interactions entre plantes) qui ne sont pas pris en compte dans le modèle du chapitre 3.

### **III.3. Réconcilier biodiversité et production**

La productivité d'une communauté de plantes plurispécifique résulte (i) de l'effet de sélection, c'est-à-dire de la dominance de la ou des espèces les plus performantes en peuplement monospécifique, et (ii) de l'effet net de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème, autrement dit de la somme des interactions entre les plantes (Brooker et al. 2008; Cardinale et al. 2007; Hector 2006). Les interactions entre les plantes peuvent être positives ou négatives. Les interactions positives, ou de « complémentarité » entre les espèces, reposent sur la différenciation des niches écologiques entre les espèces ou sur des mécanismes de facilitation d'accès aux ressources, de survie (régulation des BAG, régulation climatique ou dépollution du sol) ou de reproduction (attraction des pollinisateurs) (Brooker et al. 2008; Cardinale et al. 2007). La différenciation des niches repose sur une divergence de traits morphologiques ou physiologiques liés à l'usage des ressources entre les espèces et résulte souvent en un gain de rendement (Hooper and Dukes 2004). La facilitation a lieu quand une espèce fournit des ressources ou améliorent les conditions pour la croissance d'une autre espèce en modifiant l'environnement biotique ou abiotique (Brooker et al. 2008; Callaway 1995). Par

exemple, la facilitation de l'accès à l'eau par remontée hydraulique entre espèces ayant des systèmes racinaires architecturalement différents a été montré (Pang et al. 2013; Sekiya et al. 2011). La facilitation entre espèces de plantes peut également être véhiculée par des micro-organismes (Hauggaard-Nielsen and Jensen 2005; Li et al. 2009). Les interactions négatives font principalement référence à la compétition pour les ressources, parfois à d'autres types d'interactions, tels que l'allélopathie par exemple. La balance entre interactions positives et négatives, et donc la coexistence entre les espèces et la productivité de la communauté, peut dépendre de la sévérité des conditions environnementales (en termes de climat ou de ressources disponibles) par rapport aux niches écologiques des espèces présentes (Brooker et al. 2008), mais aussi du temps depuis l'installation de la communauté (Cardinale et al. 2007). En général, les interactions positives augmentent avec la sévérité des conditions et la probabilité de dépasser les niveaux de productivité des systèmes de culture monospécifiques (« transgressive overyielding ») augmentent avec le temps, à mesure que la communauté se structure. L'hypothèse du « transgressive overyielding » est basée sur la théorie des niches et stipule que les communautés diverses capturent plus de ressources et produisent plus de biomasse que la plus productive des monocultures des espèces qu'elles contiennent (Tilman et al. 1997). Si en général, la diversité a un effet net positif et favorise les interactions positives entre plantes, il est rare d'observer un tel « transgressive overyielding » (Cardinale et al. 2007; Hector et al. 2002).

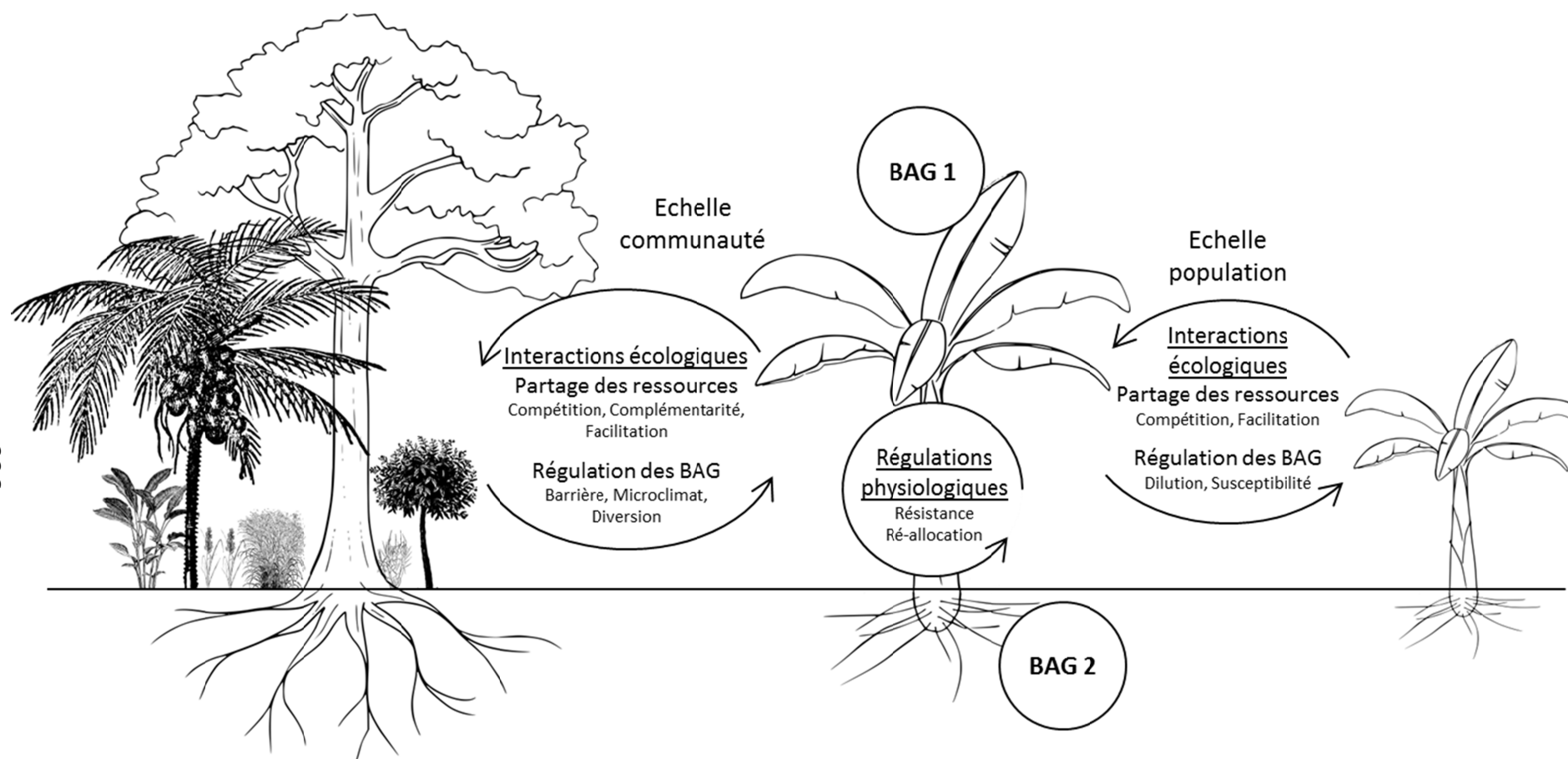
Dans les agroécosystèmes où la communauté de plantes ne se structure pas de manière autonome mais est gérée par l'agriculteur en fonction d'objectifs bien précis, la problématique diffère quelque peu. Si l'on considère le cas où l'objectif de l'agriculteur est de maximiser la production d'une espèce dans la communauté, il y a peu de chance que l'effet de sélection s'exprime car l'espèce cultivée n'est pas forcément la plus performante en peuplement monospécifique parmi les espèces présentes dans la communauté, mais elle est artificiellement maintenue comme l'espèce dominante. Dans ces systèmes, la productivité de la communauté dépend alors principalement des interactions entre les plantes. Comme on ne s'intéresse pas à la productivité de la communauté mais à celle de l'espèce cultivée uniquement, les autres espèces ne sont présentes que pour assurer des fonctions écologiques dont la culture pourra bénéficier et leur productivité importe peu. La **figure 3** illustre le rôle

des interactions écologiques entre la plante cultivée et les plantes dans son environnement (interactions intraspécifiques et interspécifiques) et le rôle des mécanismes physiologiques de la plante cultivée pour expliquer la production de biomasse.

Même si elle ne garantit pas une meilleure productivité, la diversité, si elle est gérée de la bonne manière en termes de composition et d'arrangement spatial, permet de restaurer certaines interactions positives entre les plantes qui avaient disparues avec la simplification des agrosystèmes, telles que la régulation des BAG. Cela permet déjà de réduire l'usage de pesticides chimiques.

La faible probabilité de « transgressive overyielding » et le risque de pertes de rendements lié aux interactions négatives entre plantes (compétition) dans les agroécosystèmes diversifiés peuvent inciter les agriculteurs à se tourner plutôt vers la culture monospécifique d'une plante performante (où qu'il « aide » à être performante grâce à des intrants). Mais, plusieurs études ont montré que les systèmes moins diversifiés avaient tendance à une plus grande fluctuation de biomasse dans le temps (Cottingham et al. 2001; Hooper et al. 2005; Tilman et al. 2006). La plus grande stabilité des agroécosystèmes diversifiés en termes de production peut être un argument de poids pour convaincre les agriculteurs, notamment ceux ayant peu accès aux intrants. Plus généralement, cela suggère que les agriculteurs obtiendront un meilleur compromis entre productivité et durabilité de la production en introduisant un certain niveau de diversité dans leurs parcelles.

Le risque de réduction de la production, qui peut être associé à la diversification des agroécosystèmes à cause du partage des ressources, peut également être minimisé voir compensé par des interactions positives entre les plantes de type facilitation. Par exemple, Isaac et al. (2007a) montrent que les potentielles pertes de rendement résultant de la réduction du rayonnement disponible par la présence d'arbres d'ombrage peuvent être compensées par l'effet positif des arbres sur le recyclage des nutriments et la disponibilité de l'azote. Chercher à favoriser ces interactions positives complémentaires est aussi un moyen pour l'agriculteur de tirer de plus amples bénéfices de la diversité.



**Figure 3.** Interactions écologiques à l'échelle de la communauté et de la population cultivée et régulations physiologiques à l'échelle de la plante cultivée déterminant la productivité de la plante cultivée. Les interactions écologiques dépendent des propriétés de partage des ressources et de régulations des BAG de la communauté ou de la population qui émergent des traits des plantes ou des individus les composant respectivement



La réduction de la sensibilité de la culture aux BAG dans certaines conditions de ressource, corroborée par les chapitres 3 et 5, peut réduire le risque de réduction de production associé à la diversification des agroécosystèmes et donc favoriser sa mise en œuvre par les agriculteurs.

Enfin, un autre moyen de tirer profit de la diversification des agroécosystèmes pour les agriculteurs est d'introduire, comme biodiversité, d'autres plantes cultivées dont ils peuvent tirer un revenu (Cerda et al. 2014; Rice 2011).

## IV. Réflexions sur la démarche et études futures

L'objectif de cette thèse était de caractériser les effets de la complexité de la communauté de plantes à l'échelle de la parcelle sur les services de régulations des BAG et sur l'impact du partage des ressources sur la production pour *in fine* proposer des règles d'assemblage de la végétation permettant d'optimiser la production tout en limitant l'usage de pesticides. La démarche et le protocole de terrain mis en œuvre ont permis de répondre en grande partie à ces objectifs et de démontrer qu'il était possible de « décortiquer » les mécanismes régissant le fonctionnement de systèmes relativement complexes de manière intégrative. Je peux néanmoins tirer certaines « leçons » de ce travail et faire certaines recommandations expérimentales ou pour des travaux futurs.

### IV.1. Réflexions sur la démarche expérimentale

Le choix des régions d'études était fondé sur une volonté de constituer un large gradient de complexité de la végétation dans les agroécosystèmes. J'ai effectivement pu tirer profit des différents types de systèmes de culture rencontrés dans la réserve de Talamanca au Costa Rica et dans la plaine du Lamentin en Martinique (voir **figure 13**, chapitre 2). Cependant, les différences inter-régionales en termes de climat et de biodiversité (isthme continental vs île) ne m'ont pas toujours permis d'exploiter la totalité du jeu de données. Je pense qu'il est nécessaire d'étudier les fonctionnements des écosystèmes le long de gradient environnementaux (de complexité de la végétation ici), mais la distance entre les sites d'étude doit être minimisée pour limiter le nombre de paramètres environnementaux variant.

Cependant, au-delà de cette limitation, la comparaison des sites « insulaire » vs « continentaux » permettra de donner de la généralité aux résultats obtenus.

La simplification biologique des systèmes de production bananiers est plus souvent associée à la lutte chimique, notamment l'application de traitements fongicides pour le contrôle de la cercosporiose noire. Malgré ma volonté d'exclure tout traitement chimique dans mes placettes expérimentales pour favoriser l'expression et l'observation des mécanismes écologiques, je me suis résolu à prendre en compte des parcelles traitées pour inclure des situations de faible complexité de la végétation. Dans le cas de l'étude des régulations écologiques de la cercosporiose noire, j'ai donc dû réduire le jeu de données pour certains cas. Cependant, des analyses complémentaires de mes données (incluant les parcelles « traitées ») permettront de comparer l'efficacité des régulations écologiques à celle de la lutte chimique.

De plus, au sein des placettes, une caractérisation plus précise des micro-conditions environnementales pour chaque phytomètre à l'aide de mini-stations météorologiques serait un atout pour pouvoir mieux comprendre l'effet local de la complexité de la végétation sur le microclimat, les microbiotes du sol et épiphyte et *in fine* sur la régulation des BAG des feuilles et du sol. Dans cette thèse, le climat a été caractérisé à l'échelle de la parcelle ce qui ne m'a pas permis d'atteindre un tel niveau de décomposition des effets. Par ailleurs, la volonté de regarder les agroécosystèmes dans une certaine complexité m'a poussé à faire un compromis avec le niveau d'identification des plantes et de certains groupes d'arthropodes. L'attribution de « morpho-identité » au niveau de l'espèce m'a tout de même permis de caractériser les richesses de ces taxons et d'étudier leurs effets ou réponses de manière globale. Cependant, il serait intéressant de déterminer précisément l'identité des plantes notamment en termes de statut d'hôte, de composition chimique des tissus, d'identité chimique (émissions de composés), d'architecture ou encore de stratégie d'acquisition de l'azote pour pouvoir étudier les effets de ces traits sur certains paramètres environnementaux, sur les BAG et sur le partage des ressources, étant donné qu'ils peuvent y être sensible.

## IV.2. Perspectives générales

La compréhension des interactions entre les plantes dans une communauté diversifiée est une des clés pour la mise en œuvre de l'agriculture basée sur les mécanismes écologiques. De nombreux types d'interactions écologiques, mais aussi des mécanismes physiologiques induits par l'environnement, peuvent entrer en jeu pour déterminer la production d'une espèce cultivée dans une communauté de plantes. L'étude du fonctionnement des agroécosystèmes diversifiés doit faire appel aux concepts de l'écologie théorique des communautés, notamment à la théorie des relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (Balvanera et al. 2006), et aux concepts de l'écologie des réseaux trophiques. Les concepts de l'écologie des communautés de plantes doivent cependant être orientés vers l'étude de l'effet de la diversité sur la productivité d'une ou quelques-unes des espèces présentes dans la communauté (les espèces cultivées) et non sur la productivité de la communauté entière.

Dans ce cadre conceptuel et en utilisant des outils de modélisation (mécanistes dans le chapitre 3 et semi-mécanistes dans le chapitre 5), j'ai montré qu'il était possible d'étudier, de manière intégrative, le fonctionnement d'agroécosystèmes relativement complexes. La modélisation s'avère être un outil utile pour comprendre de manière mécaniste le fonctionnement des écosystèmes. Un des enjeux de la modélisation de ces systèmes est de définir leur nature (mécaniste, semi-mécaniste, statistique) et leur niveau de précision pour obtenir le meilleur compromis entre représentation mécaniste et simplicité. L'objectif de ces modèles sera de proposer une vision intégrée mais simple de systèmes complexes permettant soit de produire des règles de gestion génériques, soit d'évaluer des scénarios de diversification dans un contexte donné.

Les résultats du chapitre 4 sur les mécanismes écologiques impliqués dans les régulations des BAG du bananier montrent l'importance de la complexité de la végétation au sein de la parcelle. Cela rend pertinent et nécessaire de s'intéresser dans des études futures à la diversification des agroécosystèmes à l'échelle de la parcelle, notamment à l'effet de la matrice de patches de diversité sur les services écosystémiques. Des approches spatialement explicites de l'étude des effets de la diversité végétale sur les fonctions de l'écosystème représentent un front de

recherche pertinent tant pour comprendre la composante spatiale des mécanismes écologiques des agroécosystèmes que pour le développement de nouvelles règles de gestion agroécologique des systèmes de culture.

## Conclusion générale

Face aux impacts négatifs de la perte de biodiversité et des pesticides sur le fonctionnement des écosystèmes et le bien-être de la société, la diversification des agroécosystèmes, comme moyen de favoriser les interactions positives entre les plantes et particulièrement les fonctions de régulation des BAG, est une alternative prometteuse. Mais la complexité et les contraintes de productivité des agroécosystèmes et la multiplicité des BAG associés à une culture font de sa mise en œuvre un challenge. Relever ce challenge requiert d'accéder à une compréhension mécaniste et intégrative du fonctionnement des agroécosystèmes. Ma thèse démontre qu'un tel exercice est possible dès lors qu'il se fonde sur le bon cadre conceptuel et les bons outils.

Le travail présenté ici mobilise les concepts de l'écologie des communautés (de plantes en particulier), des réseaux trophiques et du contrôle biologique de conservation. Grâce aux réseaux d'équations structurelles, j'ai pu accéder aux mécanismes reliant les caractéristiques de la végétation au fonctionnement des réseaux trophiques et *in fine* à la régulation des BAG. Le couplage de la modélisation mécaniste théorique à une analyse des écarts de biomasse à l'aide d'une approche semi-mécaniste, basée sur un jeu de données acquises dans un gradient de complexité de la végétation, m'a permis d'accéder à une meilleure compréhension des interactions entre les mécanismes physiologiques et écologiques déterminant la productivité de la culture.

J'ai ainsi pu montrer le rôle et l'importance des services de régulations écologiques locaux dans le contrôle des BAG. En outre, j'ai montré qu'une gestion appropriée de la complexité de la végétation à l'échelle de la parcelle permet d'optimiser de manière synergique les régulations de plusieurs BAG du bananier malgré leurs différences taxonomiques et écologiques (compartiment, mode de dispersion, stratégie alimentaire). Les règles d'assemblage de la végétation visant à optimiser les régulations synergiques de multiples BAG tirées de cette thèse appellent à réfléchir à de nouveaux systèmes de production et à les évaluer. Au-delà des services de régulation des BAG, j'ai montré que la productivité de la culture dans une communauté diversifiée résulte (i) de mécanismes physiologiques de réallocation de la biomasse entre les organes de la culture et (ii) de mécanismes écologiques

résultant des interactions positives (complémentarité) et négatives (compétition) entre les plantes.

Considérer la résistance globale des communautés de plantes aux BAG comme une propriété des agroécosystèmes et comprendre comment elle résulte de leur complexité végétale favorisera la mise en œuvre de solutions agroécologiques au profit des agriculteurs et de la société.

# Annexes

## I. Annexe A – Description du modèle du Chapitre 3

We developed a simple, general model representing a multi-strata agroecosystem (AES) in which the crop occupies the intermediate stratum in the canopy and is susceptible to leaf and root pests. This discrete-time model simulates the growth of a single plant with a weekly step  $t$ . We consider a homogeneous stand, and yield is extended to a 1-ha field considering that each plant occupies a surface  $S$  of the field. Weather input data include global incident radiation  $G_{Rad}$  and air temperature  $Temp$ , which are considered constant. Water was not considered as a limiting factor.

The phenology of the crop depends on heat-unit accumulation. The sum of thermal-time  $ST$  is calculated at each time step following a temperature base  $T_0$ .

$$ST(t) = ST(t - 1) + (Temp(t) - T_0)$$

We distinguish three phenological stages: the vegetative growth stage, the flowering stage, and the post-flowering stage. These stages are triggered according to different  $ST$  thresholds (see Table 1) and determine the allocation of biomass to the different plant parts. During the vegetative growth stage, the rate of biomass allocated to the vegetative parts,  $VGrate$ , is equal to 1, meaning that all biomass is allocated to vegetative parts. No biomass is allocated to reproductive parts, so that the rate of biomass allocated to reproductive parts,  $RPrate$ , is equal to 0. Leaves, stem, and roots receive  $LFpcent$ ,  $STpcent$ , and  $RTpcent$  percent, respectively, of the biomass allocated to the vegetative parts (see Table 1). During the flowering stage, biomass is distributed between vegetative and reproductive parts following  $RPrate$ , which is calculated as:

$$RPrate(t) = \frac{(ST(t) - ST_{Fin})}{ST_{Flo}}$$

where  $ST_{Fin}$  and  $ST_{Flo}$  are the thermal-time sum thresholds that trigger flowering initiation and the post-flowering stage, respectively. During the post-flowering stage,

all biomass produced is allocated to reproductive parts, with  $RPrate$  equal to 1 and  $VGrate$  equal to 0. Harvest was triggered when the heat-units required to complete the post-flowering stage were accumulated.

The crop grows as a function of radiation and nitrogen. Crop interception of radiation is proportional to its leaf area:

$$PARi(t) = Ea \times Ec \times GRad \times (1 - e^{(-K \times LAI(t-1))})$$

where  $Ea$  is the percentage of photosynthetically active radiation,  $Ec$  is the percentage of photosynthetically active radiation intercepted by the crop,  $GRad$  is the weekly global incident radiation,  $K$  is the crop coefficient, and  $LAI$  is the leaf area index. At each time step  $t$ , biomass accumulated,  $\Delta biom(t)$ , is calculated as a function of  $PARi$ :

$$\Delta biom(t) = Eb \times PARi(t)$$

where  $Eb$  is the light-to-biomass conversion efficiency of the crop.  $LAI$  is then calculated as a function of  $\Delta biom(t)$  as follows:

$$LAI(t) = LAI(t-1) + \left( \frac{\Delta biom(t) \times SLA \times VGrate \times LFpcent}{S} \right) - (LAI(t-1) \times SENrate)$$

where  $SLA$  is the specific leaf area, and  $SENrate$  is the rate of leaf senescence, which varies with the stage of development (see  $seneBF$  and  $seneAF$  in Table 1).

The root biomass at time step  $t$  was calculated as a fraction  $RTpcent$  of the biomass allocated to vegetative parts:

$$BiomRT(t) = BiomRT(t-1) + (\Delta biom(t) \times VGrate \times RTpcent)$$



The initial stock of soil nitrogen,  $N_{soil}$ , is supplied throughout the crop cycle by a constant nitrogen mineralization rate,  $N_{min}$ . At each time step  $t$ , the stock of soil nitrogen,  $N_{soil}$ , is calculated depending on  $N_{min}$  and the amount of nitrogen removed by the crop,  $CropUptake$ , as follows:

$$N_{soil}(t) = N_{soil}(t - 1) + N_{min} - CropUptake$$

and

$$CropUptake = \left( \frac{\Delta biom \times TN_{crop}}{s} \right) \times 10000$$

where  $TN_{crop}$  is the nitrogen content of the crop. Nitrogen available to the crop,  $N_{crop}$ , was determined by the percentage of root growth completed,  $RTG$ :

$$N_{crop}(t) = N_{soil}(t) \times RTG$$

with

$$RTG(t) = \frac{BiomRT(t)}{Rootmax}$$

$Rootmax$  is the potential root biomass that can be attained under optimal growth conditions. Because roots are initiated only during the pre-flowering stage (Gousseland and Lavigne 1984; Lavigne 1987), we considered that the root biomass is maximal at flowering.

We consider that a nitrogen stress,  $NStress(t)$ , can occur when  $N_{crop}(t)$  falls below a threshold,  $N_{threshold}$  (Ripoche et al. 2012).

$$NStress(t) = \frac{N_{crop}(t)}{N_{threshold}}$$

This stress affects heat-unit accumulation and biomass production as follows:

$$ST(t) = (ST(t - 1) + (Temp(t) - T_0)) \times NStress(t)$$

$$\Delta biom(t) = Eb \times PAR_i(t) \times NStress(t)$$

Crop growth can be affected by the action of two pests. One pest damages leaves and reduces the functional  $LAI$  of the crop with a damage rate of  $\alpha_{leaf}$ . The other pest damages roots and reduces  $N_{crop}$  with a damage rate of  $\alpha_{root}$ . For both pests, the damage rate was constant during the whole crop cycle. The effects of leaf and root pests on the crop were decreased by constant regulation rates,  $T_{leaf}$  and  $T_{root}$ ,

respectively (see Table 1). In the case of pest damage occurrence,  $LAI(t)$  and  $BiomRT(t)$  equations were modified as follows:

$$LAI(t) = LAI(t - 1) + \left( \frac{\Delta biom(t) \times SLA \times VGrate \times LFpcent}{S} \right) - (LAIh \times SENrate) - (LAI(t - 1) \times \alpha_{leaf})$$

where  $LAIh$  is the healthy leaf area of the crop, i.e., excluding parts affected by pest necrosis, and is calculated as follow:

$$LAIh = LAI(t - 1) \times (1 - \alpha_{leaf})$$

$$BiomRT(t) = BiomRT(t - 1) + (\Delta biom(t) \times VGrate \times RTpcent) - (BiomRT(t - 1) \times \alpha_{root})$$

Pest damage rates were possibly adjusted through pest regulation coefficients  $\tau_{leaf}$  and  $\tau_{root}$ , which were applied as follow:

$$\alpha_{leaf} = \alpha_{leaf} \times (1 - \tau_{leaf})$$

$$\alpha_{root} = \alpha_{root} \times (1 - \tau_{root})$$

The structure of the model enables us to add an associated plant in the simulated AES. We consider that this associated plant has a constant biomass and is characterized by its light interception coefficient,  $\beta_{radiation}$ , and its nitrogen demand per week,  $\beta_{nitrogen}$ ;  $\beta_{radiation}$  depends on the height of the plant relative to that of the crop, and  $\beta_{nitrogen}$  depends on the plant's ability to fix nitrogen. The profile of resource interception of the associated plant determines the degree of competition between the crop and the associated plant. In the presence of an associated plant in the AES,  $GRad(t)$  and  $Nsoil(t)$  were modified as follows:

$$GRad(t) = GRad(t) \times (1 - \beta_{radiation})$$

$$Nsoil(t) = Nsoil(t - 1) + Nmin - \beta_{nitrogen} - CropUptake$$

## II. Annexe B – Code du modèle du Chapitre 3

```
#####  
# Setting the range of values for resource gradients, pest regulation rates &  
# associated plant profiles  
#####  
  
# Nitrogen Mineralization Rate Gradient  
input = expand.grid (tauLeaf = seq (0, 1, by=0.02), tauRoot = seq (0, 1, by=0.02),  
betaLight = c (0, 0.15), betaNitrogen = c (0, 2), Nsoil = 100, Nmin = seq (0, 6,  
by=0.1), GRad = 12)  
  
# Global Radiation Gradient  
input = expand.grid (tauLeaf = seq (0, 1, by=0.02), tauRoot = seq (0, 1, by=0.02),  
betaLight = c (0, 0.15), betaNitrogen = c (0, 2), Nsoil = 100, Nmin = 3, GRad = seq  
(9, 15, by=0.1))  
  
# Profile of associated plants for resources interception  
# betaLight = 0 & betaNitrogen = 0 ..... Monoculture (reference  
scenario)  
# betaLight = 0 & betaNitrogen = 2 ..... Ground Plant (GP)  
# betaLight = 0.15 & betaNitrogen = 0 ..... Nitrogen-fixing Tree (NFT)  
# betaLight = 0.15 & betaNitrogen = 2 ..... Tree (T)  
  
#####  
# Set the model constant parameters  
#####  
  
# Temporal duration of simulation in weeks  
tmax=100  
  
# Crop growth parameter settings  
Ea=0.95  
Ec=0.48
```

Eb=0.018  
K=0.7  
FWC=0.75  
SeneBF=0.017  
SeneAF=0.025  
NStress=1  
Rootmax=1.75  
RTpcent=0.22

# Crop architecture parameter settings

SLA=7.4  
LFpcent=0.34  
S=5.3

# Crop phenology parameter settings

T0=14\*7  
STFin=1400  
STFlo=400  
STFH=900

# Crop-nitrogen relationship parameter settings

TNcrop=0.008  
Nthreshold=38

# Pest damage rate settings

alphaLeaf=0.08  
alphaRoot=0.05

# Climate inputs (temperature in °C)

Temp=25  
WeekTemp=Temp\*7

# Variables initialization

LAI=0.1

BiomVegetative=0.05

BiomFruit=0

BiomRT=0.3

ST=0

IniF=0

Flowering=0

Harvest=0

HarvWeek=0

CropUptake=0

CropUptakeTot=0

```
#*****#
```

```
# Setting the model variables and simulation process
```

```
#*****#
```

```
for (i in 1:length(input[,1]))
```

```
{
```

```
  # Creation of a data frame to store the model outputs
```

```
  outputs=data.frame(t=c(1:tmax) )
```

```
  # Store the value of varying parameters
```

```
  tauLeaf=input$tauLeaf[i]
```

```
  tauRoot=input$tauRoot[i]
```

```
  betaLight=input$betaLight[i]
```

```
  betaNitrogen=input$betaNitrogen[i]
```

```
  Nmin=input$Nmin[i]
```

```
  Nsoil=input$Nsoil[i]
```

```
  GRad=input$GRad[i]*7
```

```
  # Computing actual radiation and pest damage rates (after interception and competition)
```

```
  GRad=GRad*(1-betaLight)
```

```
  alphaLeaf=alphaLeaf*(1-tauLeaf)
```

```
  alphaRoot=alphaRoot*(1-tauRoot)
```

```

# Simulation of crop growth
for (t in 1:tmax)
{
    # Nitrogen soil stock
    if(Nsoil+Nmin-betaNitrogen>=CropUptake)
        {Nsoil=Nsoil+Nmin-betaNitrogen-CropUptake}
    else
        {Nsoil=0}

    # Phenology
    if(IniF==0)
        {ST=ST+((WeekTemp-T0)*(NStress))}
    else
        {ST=ST+(WeekTemp-T0)}

    if(ST>=STFin) (IniF=1) else (IniF=0)

    if(ST>=STFin+STFlo) (Flowering=1) else (Flowering=0)

    if(ST>=(STFin+STFlo+STFH)) (Harvest=1) else (Harvest=0)

    if(IniF==0 & Flowering==0) (VGrate=1)
    if(IniF==1 & Flowering==0) (VGrate=(1-(ST-STFin)/STFlo))
    if(IniF==1 & Flowering==1) (VGrate=0)
    if(Harvest==1 & HarvWeek==0) {HarvWeek=t}

    # Light interception
    PARi=Ea*Ec*GRad*(1-exp(-K*LAI))

    # Light to biomass conversion
    deltabiom=Eb*PARi*NStress

```

```

# Biomass allocation
BiomVegetative=BiomVegetative+(deltabiom*VGrate)
BiomFruit=BiomFruit+(deltabiom*(1-VGrate))
BiomRT=BiomRT+(deltabiom*RTpcent*VGrate)-(BiomRT*alphaRoot)
RTG=BiomRT/Rootmax
if (RTG>1) {RTG=1} else {RTG=RTG}

# Crop nitrogen demand
CropDemand=(Eb*PARi)*TNcrop

# Crop nitrogen uptake (multiply by 10 000 to obtain the value for 1 ha
field)

CropUptake=((deltabiom*TNcrop)/S)*10000
CropUptakeTot=CropUptakeTot+CropUptake

# Nitrogen stress
NCrop=(Nsoil*RTG)
if(NCrop<=Nthreshold & CropDemand>0)
{NStress=(NCrop/Nthreshold)}
else {NStress=1}
if(t>2) {NStress=(NStress+outputs$NStress[t-1])/2} else (NStress=1)
outputs$NStress[t]=NStress

# LAI formation & senescence
if(Flowering==0) (SENrate=SeneBF) else (SENrate=SeneAF)
LAIh=LAI*(1-alphaLeaf)
LAI=LAI+((deltabiom*LFpcent*SLA*VGrate)/S)-(LAIh*SENrate)-
(LAI*alphaLeaf)
if(Harvest==1) {LAI=0}

# Crop Yield
if(HarvWeek>0) {yield=(((BiomFruit/HarvWeek)*52)/(1-FWC))} else
{yield=0}

```

```
}  
#Save the yield value  
input$yield[i]=yield  
}
```



# Bibliographie

- Abera-Kalibata, A. M., Gold, C. S., and Van Driesche, R. 2008. Experimental evaluation of the impacts of two ant species on banana weevil in Uganda. *Biological Control* 46:147-157.
- Abera-Kalibata, A. M., Hasyim, A., Gold, C. S., and Van Driesche, R. 2006. Field surveys in Indonesia for natural enemies of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar). *Biological Control* 37:16-24.
- Abera, A. M. K., Gold, C. S., and Kyamanywa, S. 1999. Timing and distribution of attack by the banana weevil (Coleoptera: Curculionidae) in East African highland banana (*Musa* spp.). *Florida Entomologist* 82:631-640.
- Aktar, W., Sengupta, D., and Chowdhury, A. 2009. Impact of pesticides use in agriculture: their benefits and hazards. *Interdisciplinary Toxicology* 2:1-12.
- Alpizar, D., Fallas, M., Oehlschlager, A. C., and Gonzalez, L. M. 2012. Management of *Cosmopolites sordidus* and *Metamasius hemipterus* in Banana by Pheromone-Based Mass Trapping. *J. Chem. Ecol.* 38:245-252.
- Altieri, M. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74:19-31.
- Altieri, M., and Letourneau, D. K. 1982. Vegetation management and biological control in agroecosystems. *Crop Protection* 1:405-430.
- Altieri, M. A. 2002. Agroecology: the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93:1-24.
- Araya-Vargas, M. 2002. Metodología utilizada en el laboratorio de nematología de CORBANA SA para la extracción de nematodos de las raíces de banano (*Musa* AAA) y plátano (*Musa* AAB). *CORBANA (Costa Rica)* 28:97-109.
- Arias, P., Dankers, C., Liu, P., and Pilkauskas, P. 2003. *The World Banana Economy 1985-2002*. Rome.
- Azcon-Aguilar, C., and Barea, J. M. 1996. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens - An overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6:457-464.
- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernández, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., de Souza, J. L. P., and Solar, R. 2015. *Guia para os gêneros de formigas do Brasil*. Manaus.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., and Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters* 9:1146-1156.
- Balzan, M. V., and Moonen, A. C. 2014. Field margin vegetation enhances biological control and crop damage suppression from multiple pests in organic tomato fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 150:45-65.
- Balzan, M. V., Bocci, G., and Moonen, A.-C. 2016. Landscape complexity and field margin vegetation diversity enhance natural enemies and reduce herbivory by Lepidoptera pests on tomato crop. *BioControl* 61:141-154.
- Barbosa, P., Hines, J., Kaplan, I., Martinson, H., Szczepaniec, A., and Szendrei, Z. 2009. Associational resistance and associational susceptibility: Having right or wrong neighbors. Pages 1-20 in: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.
- Barbosa, P. A. 1998. *Conservation biological control*. Academic Press.
- Barratt, B. I. P., Derraik, J. G. B., Rufaut, C. G., Goodman, A. J., and Dickinson, K. J. M. 2003. Morphospecies as a substitute for Coleoptera species identification, and the value of experience in improving accuracy. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 33:583-590.
- Bates, D., Maechler, M., and Bolker, B. M. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-39.
- Bernays, E. A., Bright, K. L., Gonzalez, N., and Angel, J. 1994. Dietary mixing in a generalist herbivore: Tests of two hypotheses. *Ecology* 75:1997-2006.

- Beveraggi, A. 1992. Etude des interactions hôte-parasite chez des bananiers sensibles et résistants inoculés par *Cercospora fijiensis* responsables de la maladie des raies noires. Université de Montpellier, Montpellier, France.
- Birch, A. N. E., Begg, G. S., and Squire, G. R. 2011. How agro-ecological research helps to address food security issues under new IPM and pesticide reduction policies for global crop production systems. *Journal of Experimental Botany* 62:3251-3261.
- Birkhofer, K., Wise, D. H., and Scheu, S. 2008. Subsidy from the detrital food web, but not microhabitat complexity, affects the role of generalist predators in an aboveground herbivore food web. *Oikos* 117:494-500.
- Blazy, J.-M., Dorel, M., Salmon, F., Ozier-Lafontaine, H., Wery, J., and Tixier, P. 2009. Model-based assessment of technological innovation in banana cropping systems contextualized by farm types in Guadeloupe. *European Journal of Agronomy* 31:10-19.
- Bloom, A. J., Chapin, I. F. S., and Mooney, H. A. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 16:363-392.
- Bluthgen, N., and Feldhaar, H. 2010. Food and shelter: how resources influence ant ecology. Pages 115-136 in: *Ant ecology*. L. Lach, C. L. Parr and K. Abbott, eds. Oxford University Press, Oxford.
- Bocquené, G., and Franco, A. 2005. Pesticide contamination of the coastline of Martinique. *Marine Pollution Bulletin* 51:612-619.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., and White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24:127-135.
- Bolton, B. 2000. The Ant Tribe Dacetini. *Memoirs of the American Entomological Institute* (Gainesville) 65:1028.
- Bolton, B., and Ficken, L. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. Cambridge Univ Press.
- Boudreau, M. A. 2013. Diseases in intercropping systems. *Annual review of phytopathology* 51:499-519.
- Bradford, M. A., Wood, S. A., Bardgett, R. D., Black, H. I. J., Bonkowski, M., Eggers, T., Grayston, S. J., Kandeler, E., Manning, P., Setälä, H., and Jones, T. H. 2014. Discontinuity in the responses of ecosystem processes and multifunctionality to altered soil community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:14478-14483.
- Bridge, J. 1996. Nematode management in sustainable and subsistence agriculture. Pages 201-225 in: *Annual review of phytopathology*.
- Bridge, J., Gowen, S., Gold, C., and Gemmill, B. 1993. Visual assessment of plant parasitic nematode and weevil damage on bananas and plantain. Pages 147-154 in: *Biological and integrated control of Highland banana and plantain pests and diseases: Proceedings of a Research Coordination Meeting, Cotonou, Benin 12-14 November 1991*. International Institute of Tropical Agriculture (IITA).
- Brisson, N., Bussi re, F., Ozier-Lafontaine, H., Tournebize, R., and Sinoquet, H. 2004. Adaptation of the crop model STICS to intercropping. Theoretical basis and parameterisation. *Agronomie* 24:409-421.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielb rger, K., Travis, J. M., and Anthelme, F. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34.
- Brooker, R. W., Bennett, A. E., Cong, W. F., Daniell, T. J., George, T. S., Hallett, P. D., Hawes, C., Iannetta, P. P. M., Jones, H. G., Karley, A. J., Li, L., McKenzie, B. M., Pakeman, R. J., Paterson, E., Sch b, C., Shen, J., Squire, G., Watson, C. A., Zhang, C., Zhang, F., Zhang, J., and White, P. J. 2015. Improving intercropping: A synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology. *New Phytologist* 206:107-117.

- Brun, J. 1962. Étude préliminaires sur l'utilisation des variétés de bananiers résistantes dans la lutte contre la cercosporiose. *Fruits* 17:113-119.
- Brun, J. 1963. La cercosporiose du bananier en Guinée. Etude de la phase ascosporee du *Mycosphaerella musicola* Leach. Thèse de Doctorat. Université de Paris, Paris.
- Budenberg, W. J., Ndiege, I. O., and Karago, F. W. 1993a. Evidence for volatile male-produced pheromone in banana weevil *Cosmopolites sordidus*. *Journal of Chemical Ecology* 19:1905-1916.
- Budenberg, W. J., Ndiege, I. O., Karago, F. W., and Hansson, B. S. 1993b. Behavioral and electrophysiological responses of the banana weevil *cosmopolites-sordidus* to host plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 19:267-277.
- Bujulu, J., Uronu, B., and Cumming, C. 1983. The control of banana weevils and parasitic nematodes in Tanzania. *East African Agricultural and Forestry Journal* 49:1-13.
- Burt, P. J. A., Rutter, J., and Ramirez, F. 1998. Airborne spore loads and mesoscale dispersal of the fungal pathogens causing Sigatoka diseases in banana and plantain. *Aerobiologia* 14:209-214.
- Burt, P. J. A., Rosenberg, L. J., Rutter, J., Ramirez, F., and Gonzales, H. 1999. Forecasting the airborne spread of *Mycosphaerella fijiensis*, a cause of black Sigatoka disease on banana: estimations of numbers of perithecia and ascospores. *Annals of Applied Biology* 135:369-377.
- Cabidoche, Y.-M., Achard, R., Cattani, P., Clermont-Dauphin, C., Massat, F., and Sansoulet, J. 2009. Long-term pollution by chlordecone of tropical volcanic soils in the French West Indies: a simple leaching model accounts for current residue. *Environmental pollution* 157:1697-1705.
- Cabos, R. Y. M., Wang, K.-H., Sipes, B. S., Heller, W. P., and Matsumoto, T. K. 2013. Detection of plant-parasitic nematode DNA in the gut of predatory and omnivorous nematodes. *Nematropica* 43:44-48.
- Cadet, P., and Thioulouse, J. 1998. Identification of soil factors that relate to plant parasitic nematode communities on tomato and yam in the French West Indies. *Applied Soil Ecology* 8:35-49.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61:306-349.
- Calpouzios, L. 1955. Studies on the Sigatoka Disease of bananas and its fungus pathogen. Page 70p Atkins Gdn. Res. Lab., Cuba.
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., and Jouseau, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443:989-992.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., Loreau, M., and Weis, J. J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:18123-18128.
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M. I., and Gonzalez, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany* 98:572-592.
- Carval, D., Perrin, B., Duyck, P. F., and Tixier, P. 2015. Local and neighboring patch conditions alter sex-specific movement in banana weevils. *Ecology and Evolution* 5:5735-5743.
- Carval, D., Resmond, R., Achard, R., and Tixier, P. 2016. Cover cropping reduces the abundance of the banana weevil *Cosmopolites sordidus* but does not reduce its damage to the banana plants. *Biological Control* 99:14-18.
- Castagneyrol, B., Lagache, L., Giffard, B., Kremer, A., and Jactel, H. 2012. Genetic Diversity Increases Insect Herbivory on Oak Saplings. *PLoS ONE* 7.
- Ceballos, I., Mosquera, S., Angulo, M., Mira, J. J., Argel, L. E., Uribe-Velez, D., Romero-Tabarez, M., Orduz-Peralta, S., and Villegas, V. 2012. Cultivable bacteria populations associated with leaves of banana and plantain plants and their antagonistic activity against *Mycosphaerella fijiensis*. *Microbial ecology* 64:641-653.
- Cerda, R., Deheuvels, O., Calvache, D., Niehaus, L., Saenz, Y., Kent, J., Vilchez, S., Villota, A., Martinez, C., and Somarriba, E. 2014. Contribution of cocoa agroforestry systems to family income and domestic consumption: looking toward intensification. *Agroforestry Systems* 88:957-981.

- Cesarz, S., Ruess, L., Jacob, M., Jacob, A., Schaefer, M., and Scheu, S. 2013. Tree species diversity versus tree species identity: Driving forces in structuring forest food webs as indicated by soil nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* 62:36-45.
- Chailleux, A., Mohl, E. K., Alves, M. T., Messelink, G. J., and Desneux, N. 2014. Natural enemy-mediated indirect interactions among prey species: potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. *Pest Management Science* 70:1769-1779.
- Champion, J. 1963. *Le bananier*. G. P. Maisonneuve et Larose, Paris.
- Churchill, A. C. L. 2011. *Mycosphaerella fijiensis*, the black leaf streak pathogen of banana: progress towards understanding pathogen biology and detection, disease development, and the challenges of control. *Molecular Plant Pathology* 12:307-328.
- Collalti, A., Perugini, L., Santini, M., Chiti, T., Nolè, A., Matteucci, G., and Valentini, R. 2014. A process-based model to simulate growth in forests with complex structure: Evaluation and use of 3D-CMCC Forest Ecosystem Model in a deciduous forest in Central Italy. *Ecological Modelling* 272:362-378.
- Collins, P., Treverrow, N., and Lambkin, T. 1991. Organophosphorus insecticide resistance and its management in the banana weevil borer, *Cosmopolites sordidus* (Germar)(Coleoptera: Curculionidae), in Australia. *Crop Protection* 10:215-221.
- Colmet-Daage, F., and Lagache, P. 1965. Caractéristiques de quelques groupes de sols dérivés de roches volcaniques aux Antilles françaises. *Cahiers de l'ORSTOM serie pédologie* 8:91-121.
- Cook, C. N., Wardell-Johnson, G., Carter, R. W., and Hockings, M. 2014. How accurate is the local ecological knowledge of protected area practitioners? *Ecology and Society* 19.
- Costes, E., Lauri, P.-E., Simon, S., and Andrieu, B. 2013. Plant architecture, its diversity and manipulation in agronomic conditions, in relation with pest and pathogen attacks. *European Journal of Plant Pathology* 135:455-470.
- Cottingham, K., Brown, B., and Lennon, J. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology letters* 4:72-85.
- Cuillé, J., ed. 1950. *Recherches sur le charançon du bananier Cosmopolites sordidus*, Germar: Monographie de l'insecte et recherche de ses chimiotropismes. . IFAC, Paris
- Curtis, D. J. 1980. PITFALLS IN SPIDER COMMUNITY STUDIES (ARACHNIDA, ARANEAE). *Journal of Arachnology* 8:271-280.
- Damour, G., Dorel, M., Quoc, H. T., Meynard, C., and Risède, J. M. 2014. A trait-based characterization of cover plants to assess their potential to provide a set of ecological services in banana cropping systems. *European Journal of Agronomy* 52:218-228.
- Dash, S. T. 2011. A taxonomic revision of the new world *Hypoconerina* Santschi, 1938 (Hymenoptera: Formicidae).
- Dassou, A. G., Carval, D., Dépigny, S., Fansi, G., and Tixier, P. 2015. Ant abundance and *Cosmopolites sordidus* damage in plantain fields as affected by intercropping. *Biological Control* 81:51-57.
- Dassou, A. G., Dépigny, S., Canard, E., Vinatier, F., Carval, D., and Tixier, P. 2016. Contrasting effects of plant diversity across arthropod trophic groups in plantain-based agroecosystems. *Basic and Applied Ecology* 17:11-20.
- Daudin, D., and Sierra, J. 2008. Spatial and temporal variation of below-ground N transfer from a leguminous tree to an associated grass in an agroforestry system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 126:275-280.
- De Bach, P. 1964. Biological control of insect pests and weeds. *Biological control of insect pests and weeds*.
- De Cardoso, M. O., Pedrosa, E. M. R., Ferris, H., Rolim, M. M., Vicente, T. F. S., and De David, M. F. L. 2015. Comparing sugarcane fields and forest fragments: The effect of disturbance on soil physical properties and nematode assemblages. *Soil Use and Management* 31:397-407.
- de Deyn, G. B., Raaijmakers, C. E., and Van Ruijven, J. 2004. Plant species identity and diversity effects on different trophic levels of nematodes in the soil food web. *Oikos* 106:576-586.

- de Lapeyre de Bellaire, L., Foure, E., Abadie, C., and Carlier, J. 2010. Black Leaf Streak Disease is challenging the banana industry. *Fruits* 65:327-342.
- de Lapeyre de Bellaire, L., Essoh Ngando, J., Abadie, C., Chabrier, C., Blanco, R., Lescot, T., Carlier, J., and Côte, F. 2009. Is chemical control of *Mycosphaerella* foliar diseases of bananas sustainable? *Acta Horticulturae* 828:161-170.
- Deberdt, P., Perrin, B., Coranson-Beaudu, R., Duyck, P.-F., and Wicker, E. 2012. Effect of *Allium fistulosum* extract on *Ralstonia solanacearum* populations and tomato bacterial wilt. *Plant disease* 96:687-692.
- Deheuvels, O. 2011. Compromis entre productivité et biodiversité sur un gradient d'intensité de gestion de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de Talamanca, Costa Rica. *SupAgro Montpellier*.
- Deheuvels, O., Avelino, J., Somarriba, E., and Malezieux, E. 2012. Vegetation structure and productivity in cocoa-based agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 149:181-188.
- Delvare, G., and Aberlenc, H. P. 1989. Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles. *QUAE*.
- Didelot, F., Brun, L., and Parisi, L. 2007. Effects of cultivar mixtures on scab control in apple orchards. *Plant Pathology* 56:1014-1022.
- Dietrich, A. L., Nilsson, C., and Jansson, R. 2013. Phytometers are underutilised for evaluating ecological restoration. *Basic and Applied Ecology* 14:369-377.
- Dietze, M. C., and Matthes, J. H. 2014. A general ecophysiological framework for modelling the impact of pests and pathogens on forest ecosystems. *Ecology letters* 17:1418-1426.
- Djigal, D., Chabrier, C., Duyck, P.-F., Achard, R., Quénéhervé, P., and Tixier, P. 2012. Cover crops alter the soil nematode food web in banana agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 48:142-150.
- Dong, L. Q., and Zhang, K. Q. 2006. Microbial control of plant-parasitic nematodes: A five-party interaction. *Plant and Soil* 288:31-45.
- Donzelli, B. G. G., and Churchill, A. C. L. 2007. A quantitative assay using mycelial fragments to assess virulence of *Mycosphaerella fijiensis*. *Phytopathology* 97:916-929.
- Dorel, M., Achard, R., and Tixier, P. 2008. SIMBA-N: Modeling nitrogen dynamics in banana populations in wet tropical climate. Application to fertilization management in the Caribbean. *European Journal of Agronomy* 29:38-45.
- Duyck, P.-F., Pavoine, S., Tixier, P., Chabrier, C., and Quénéhervé, P. 2009. Host range as an axis of niche partitioning in the plant-feeding nematode community of banana agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1139-1145.
- Duyck, P. F., Dortel, E., Vinatier, F., Gaujoux, E., Carval, D., and Tixier, P. 2012a. Effect of environment and fallow period on *Cosmopolites sordidus* population dynamics at the landscape scale. *Bull. Entomol. Res.* 102:583-588.
- Duyck, P. F., Dortel, E., Tixier, P., Vinatier, F., Loubana, P. M., Chabrier, C., and Quénéhervé, P. 2012b. Niche partitioning based on soil type and climate at the landscape scale in a community of plant-feeding nematodes. *Soil Biology and Biochemistry* 44:49-55.
- Echezona, B. C., Baiyeri, K. P., and Aindigh, F. D. 2011. Yield and Economics of Plantain Production under Six Weed Management Systems in a Derived Savanna Agro-Ecosystem. *Tropicultura* 29:14-19.
- Eilenberg, J., Hajek, A., and Lomer, C. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* 46:387-400.
- Eisenhauer, N., Beßler, H., Engels, C., Gleixner, G., Habekost, M., Milcu, A., Partsch, S., Sabais, A. C. W., Scherber, C., Steinbeiss, S., Weigelt, A., Weisser, W. W., and Scheu, S. 2010. Plant diversity effects on soil microorganisms support the singular hypothesis. *Ecology* 91:485-496.
- Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions by plants and animals. *Methuen, London* 18.

- Emebiri, L. C., and Obiefuna, J. C. 1992. Effects of leaf removal and intercropping on the incidence and severity of black sigatoka at the establishment phase of plantains (*Musa spp* AAB). *Agriculture Ecosystems & Environment* 39:213-219.
- Ewel, J. J., and Bigelow, S. W. 1996. Plant life-forms and tropical ecosystem functioning. *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*:101-126.
- Feitosa, R. M., Brandao, C. R., and Diniz, J. L. 2008. Revisionary studies on the enigmatic Neotropical ant genus *Stegomyrmex* Emery, 1912 (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), with the description of two new species. *Journal of Hymenoptera Research* 17:64-82.
- Fernández, F. 2007. Two new South American species of *Monomorium* Mayr with taxonomic notes on the genus. *Memoirs of the American Entomological Institute* 80:128-145.
- Ferris, H., Bongers, T., and De Goede, R. 2001. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied soil ecology* 18:13-29.
- Finch, S., and Collier, R. H. 2000. Host-plant selection by insects - a theory based on 'appropriate/inappropriate landings' by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96:91-102.
- Fok, E. J., Petersen, J. D., and Nault, B. A. 2014. Relationships between insect predator populations and their prey, Thrips tabaci, in onion fields grown in large-scale and small-scale cropping systems. *BioControl* 59:739-748.
- Food and Agriculture Organization. 2015. Banana market review 2013-2014.
- Fouré, E. 1982. Les cercosporioses du bananier et leurs traitements. Comportement des variétés. Études de la sensibilité variétale des bananiers et plantains à *Mycosphaerella fijiensis* Morelet au Gabon (maladie des raies noires). I. Incubation et évolution de la maladie. *Fruits* 37:749-759.
- Fouré, E. 1985. Black leaf streak disease of banana and plantains (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) study of the symptoms and stages of the disease in Gabon. IRFA. Paris.
- Fouré, E., and Moreau, A. 1992. Contribution à l'étude épidémiologique de la cercosporiose noire dans la zone de Moungo au Cameroun de 1987 à 1989. *Fruits* 47:3-16.
- Fouré, E., Mouliom-Pefoura, A., and Mourichon, X. 1990. Etude de la sensibilité variétale des bananiers et des plantains à *M. fijiensis* Morelet au Cameroun. Caractérisation de la résistance au champ de bananiers appartenant à divers groupes génétiques. *Fruits* 45:339-345.
- Francis, C. A., Altieri, M., and Hecht, S. 1990. Potential of multiple cropping systems. *Agroecology and small farm development*:137-150.
- Frazer, G. W., Canham, C. D., and Lertzman, K. P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.
- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E. P., Navas, M. L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M., and Ozier-Lafontaine, H. 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development* 35:607-623.
- Garcia-Barros, L., and Ong, C. K. 2004. Ecological interactions, management lessons and design tools in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems* 61:221-236.
- Gargiullo, M., Magnuson, B., and Kimball, L. 2008. A field guide to plants of Costa Rica. Oxford University Press.
- Gauhl, F. 1994. Epidemiology and ecology of Black Sigatoka (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) on plantain and banana (*Musa spp*) in Costa Rica, central America. PhD thesis. Göttingen University.
- Gauhl, F., Pasberg-Gauhl, C., and Jones, D. 2000. Black leaf streak. Disease Cycle and Epidemiology. Pages 56-62 in: *Diseases of Banana, Abaca and Enset*. D. R. Jones, ed.
- Gilbert, G. S., Reynolds, D. R., and Bethancourt, A. 2007. The patchiness of epifoliar fungi in tropical forests: host range, host abundance, and environment. *Ecology* 88:575-581.

- Gold, C. S., Bagabe, M. I., and Ssendege, R. 1999. Banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae): Tests for suspected resistance to carbofuran and dieldrin in the Masaka District, Uganda. *African Entomology* 7:189-196.
- Gold, C. S., Pena, E. J., and Ekaramura, E. B. 2001. Biology and integrated pest management for the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae). *Integrated Pest Management Reviews* 6:79-155.
- Gómez-Rodríguez, O., Zavaleta-Mejía, E., Gonzalez-Hernandez, V., Livera-Munoz, M., and Cárdenas-Soriano, E. 2003. Allelopathy and microclimatic modification of intercropping with marigold on tomato early blight disease development. *Field Crops Research* 83:27-34.
- Gordon, C., Manson, R., Sundberg, J., and Cruz-Angón, A. 2007. Biodiversity, profitability, and vegetation structure in a Mexican coffee agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118:256-266.
- Gousseland, J., and Lavigne, C. 1984. enracinement et émission racinaire du bananier (Giant Cavendish CV 901) dans les andosols de la Guadeloupe. *Fruits* 39:107-111.
- Gowen, S., Quénéhervé, P., and Fogain, R. 2005. Nematode parasites of bananas and plantains. Pages 611-643 in: *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*, Second Edition. M. Luc, R. Sikora and J. Bridge, eds. CABI Publishing.
- Grace, J. B. 2006. *Structural equation modeling and natural systems*. Cambridge University Press.
- Grechi, I., Ould-Sidi, M. M., Hilgert, N., Senoussi, R., Sauphanor, B., and Lescourret, F. 2012. Designing integrated management scenarios using simulation-based and multi-objective optimization: Application to the peach tree-Myzus persicae aphid system. *Ecological Modelling* 246:47-59.
- Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W., and Balmford, A. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science* 307:550-555.
- Grossard, F., Le Bourgeois, T., Dumbardon-Martial, E., and Gervais, L. 2013. *Adventilles Guadeloupe & Martinique. Les adventices des Antilles françaises.*, Guadeloupe.
- Gurr, G. M., Wratten, S. D., and Luna, J. M. 2003. Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology* 4:107-116.
- Guzman, M., Pérez-Vicente, L., Carlier, J., Abadie, C., de Lapeyre de Bellaire, L., Carreel, F., Gauhl, F., Pasberg-Gauhl, C., Marin, D. H., Romero, R. A., and Jones, D. R. 2017 in prep. Sigatoka Leaf Spots. in: *Diseases of Banana, Abaca and Enset 2<sup>nd</sup> Edition*. D. R. Jones, ed. CAB International, Wallingford, UK.
- Haag, J. J., Coupe, M. D., and Cahill Jr, J. F. 2004. Antagonistic interactions between competition and insect herbivory on plant growth. *Journal of Ecology* 92:156-167.
- Haddad, N. M., Crutsinger, G. M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J. M., and Tilman, D. 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology letters* 12:1029-1039.
- Halaj, J., and Cady, A. B. 2000. Diet composition and significance of earthworms as food of harvestmen (Arachnida : Opiliones). *American Midland Naturalist* 143:487-491.
- Hauggaard-Nielsen, H., and Jensen, E. S. 2005. Facilitative root interactions in intercrops. *Plant and Soil* 274:237-250.
- Hector, A. 2006. Overyielding and stable species coexistence. *New Phytologist* 172:1-3.
- Hector, A., Bazeley-White, E., Loreau, M., Otway, S., and Schmid, B. 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology letters* 5:502-511.
- Henri, D. C., Jones, O., Tsiattalos, A., Thébault, E., Seymour, C. L., and van Veen, F. J. F. 2015. Natural vegetation benefits synergistic control of the three main insect and pathogen pests of a fruit crop in southern Africa. *Journal of Applied Ecology* 52:1092-1101.
- Holtkamp, R., Kardol, P., van der Wal, A., Dekker, S. C., van der Putten, W. H., and de Ruiter, P. C. 2008. Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. *applied soil ecology* 39:23-34.
- Hooper, D. U., and Dukes, J. S. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology letters* 7:95-105.

- Hooper, D. U., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M., and Naeem, S. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs* 75:3-35.
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez, A., Duffy, J. E., Gamfeldt, L., and Connor, M. I. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486:105-108.
- Hundera, K., Aerts, R., Fontaine, A., Van Mechelen, M., Gijbels, P., Honnay, O., and Muys, B. 2013. Effects of coffee management intensity on composition, structure, and regeneration status of Ethiopian moist evergreen afromontane forests. *Environmental Management* 51:801-809.
- Ibarra-Nunez, G., Garcia, J. A., Lopez, J. A., and Lachaud, J. P. 2001. Prey analysis in the diet of some ponerine ants (Hymenoptera : Formicidae) and web-building spiders (Araneae) in coffee plantations in Chiapas, Mexico. *Sociobiology* 37:723-755.
- Isaac, M. E., Timmer, V. R., and Quashie-Sam, S. 2007a. Shade tree effects in an 8-year-old cocoa agroforestry system: biomass and nutrient diagnosis of *Theobroma cacao* by vector analysis. *Nutrient cycling in agroecosystems* 78:155-165.
- Isaac, M. E., Ulzen-Appiah, F., Timmer, V. R., and Quashie-Sam, S. J. 2007b. Early growth and nutritional response to resource competition in cocoa-shade intercropped systems. *Plant and Soil* 298:243-254.
- Isbell, F. 2015. Agroecology: Agroecosystem diversification. *Nature Plants* 1.
- IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106.
- Iverson, A. L., Marín, L. E., Ennis, K. K., Gonthier, D. J., Connor-Barrie, B. T., Remfert, J. L., Cardinale, B. J., and Perfecto, I. 2014. Do polycultures promote win-wins or trade-offs in agricultural ecosystem services? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51:1593-1602.
- Jackson, W. 2002. Natural systems agriculture: a truly radical alternative. *Agriculture, ecosystems & environment* 88:111-117.
- Jacome, L. H., and Schuh, W. 1992. Effects of leaf wetness duration and temperature on development of Black Sigatoka Disease on banana infected by *Mycosphaerella fijiensis* var *difformis* *Phytopathology* 82:515-520.
- Jacome, L. H., and Schuh, W. 1993. Effect of temperature on growth and conidial production in vitro and comparison of infection and aggressiveness in vivo among isolates of *Mycosphaerella fijiensis* var. *difformis*. *Trop. Agric. (Trinidad)* 70:51-59.
- Jacome, L. H., Schuh, W., and Stevenson, R. E. 1991. Effect of temperature and relative humidity on germination and germ tube development of *Mycosphaerella fijiensis* var. *difformis*. *Phytopathology* 81:1480-1485.
- Jactel, H., and Brouckhoff, E. G. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters* 10:835-848.
- Jaffe, K., Mauleon, H., and Kermarrec, A. 1990. Predatory ants of *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera, Curculionidae) in citrus groves in Martinique and Guadeloupe, FWI. *Florida Entomologist* 73:684-687.
- Jiménez, E., Fernández, F., Arias, T. M., and Lozano-Zambrano, F. H. 2007. Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Jones, D. R. 2000. Diseases of banana, abaca and enset. CAB International, Wallington, UK.
- Jucker, T., Bouriaud, O., and Coomes, D. A. 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology* 29:1078-1086.
- Karban, R., Karban, C., Huntzinger, M., Pearse, I., and Crutsinger, G. 2010. Diet mixing enhances the performance of a generalist caterpillar, *Platypreria virginalis*. *Ecological Entomology* 35:92-99.



- Keren, I. N., Menalled, F. D., Weaver, D. K., and Robison-Cox, J. F. 2015. Interacting Agricultural Pests and Their Effect on Crop Yield: Application of a Bayesian Decision Theory Approach to the Joint Management of *Bromus tectorum* and *Cephus cinctus*. *PLoS one* 10:e0118111.
- Khan, Z., and Kim, Y. H. 2007. A review on the role of predatory soil nematodes in the biological control of plant parasitic nematodes. *Applied Soil Ecology* 35:370-379.
- Kiggundu, A., Gold, C. S., Labuschagne, M. T., Vuylsteke, D., and Louw, S. 2007. Components of resistance to banana weevil (*Cosmopolites sordidus*) in *Musa* germplasm in Uganda. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 122:27-35.
- Koppenhöfer, A. M. 1993a. Egg predators of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Col., Curculionidae) in western Kenya. *Journal of Applied Entomology* 116:352-357.
- Koppenhöfer, A. M. 1993b. Observations on egg-laying behaviour of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 68:187-192.
- Koppenhöfer, A. M., Reddy, K. V. S., Madel, G., and Lubega, M. C. 1992. Predators of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Col., Curculionidae) in western Kenya. *Journal of Applied Entomology* 114:530-533.
- Korthals, G. W., Smilauer, P., Van Dijk, C., and Van der Putten, W. H. 2001. Linking above- and below-ground biodiversity: abundance and trophic complexity in soil as a response to experimental plant communities on abandoned arable land. *Functional Ecology* 15:506-514.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S. J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J. H. C., Gourdlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., Onoda, Y., Peñuelas, J., Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito, P., Sun, I. F., Ståhl, G., Swenson, N. G., Thompson, J., Westerlund, B., Wirth, C., Zavala, M. A., Zeng, H., Zimmerman, J. K., Zimmermann, N. E., and Westoby, M. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529:204-207.
- Landis, D. A., Wratten, S. D., and Gurr, G. M. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45:175-201.
- Lange, M., Habekost, M., Eisenhauer, N., Roscher, C., Bessler, H., Engels, C., Oelmann, Y., Scheu, S., Wilcke, W., Schulze, E. D., and Gleixner, G. 2014. Biotic and abiotic properties mediating plant diversity effects on soil microbial communities in an experimental grassland. *PLoS ONE* 9.
- Lange, M., Eisenhauer, N., Sierra, C. A., Bessler, H., Engels, C., Griffiths, R. I., Mellado-Vázquez, P. G., Malik, A. A., Roy, J., Scheu, S., Steinbeiss, S., Thomson, B. C., Trumbore, S. E., and Gleixner, G. 2015. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications* 6.
- LaPolla, J. S., and Fisher, B. L. 2014. Then there were five: a reexamination of the ant genus *Paratrechina* (Hymenoptera, Formicidae). *Zookeys*:35-48.
- Lassoudière, A. 2007. Le bananier et sa culture. Quae, Savoir faire.
- Lavigne, C. 1987. Contribution à l'étude du système racinaire du bananier. Mise au point de rhizotrons et premiers résultats *Fruits* 42:265-271.
- Leakey, R. R. B. 2014. The role of trees in agroecology and sustainable agriculture in the tropics. *Annual review of phytopathology* 52:113-133.
- Lefcheck, J. S. 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7:573-579.
- Letourneau, D. K., Armbrrecht, I., Salguero Rivera, B., Montoya Lerma, J., Jimenez Carmona, E., Constanza Daza, M., Escobar, S., Galindo, V., Gutierrez, C., Duque Lopez, S., Lopez Mejia, J., Acosta Rangel, A. M., Herrera Rangel, J., Rivera, L., Arturo Saavedra, C., Marina Torres, A., and Reyes Trujillo, A. 2011. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications* 21:9-21.
- Lewis, W. J., Van Lenteren, J. C., Phatak, S. C., and Tumlinson Iii, J. H. 1997. A total system approach to sustainable pest management. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:12243-12248.

- Li, Y., Ran, W., Zhang, R., Sun, S., and Xu, G. 2009. Facilitated legume nodulation, phosphate uptake and nitrogen transfer by arbuscular inoculation in an upland rice and mung bean intercropping system. *Plant and Soil* 315:285-296.
- Lin, B. B. 2010. The role of agroforestry in reducing water loss through soil evaporation and crop transpiration in coffee agroecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 150:510-518.
- Lô-Pelzer, E., Bousset, L., Jeuffroy, M. H., Salam, M. U., Pinochet, X., Boillot, M., and Aubertot, J. N. 2010. SIPPOM-WOSR: A Simulator for Integrated Pathogen POPulation Management of phoma stem canker on Winter OilSeed Rape. I. Description of the model. *Field Crops Research* 118:73-81.
- Loke, L. H. L., Ladle, R. J., Bouma, T. J., and Todd, P. A. 2015. Creating complex habitats for restoration and reconciliation. *Ecological Engineering* 77:307-313.
- Longino, J. T., and Fernández, F. 2007. Taxonomic review of the genus *Wasmannia* Pages 271-289 in: *Advances In Ant Systematics (Hymenoptera: Formicidae): Homage To E. O. Wilson – 50 Years Of Contributions*, vol. 80. R. R. Snelling, B. L. Fisher and P. S. Ward, eds.
- Loreau, M., and Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., and Wardle, D. A. 2001. Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294:804-808.
- MacArthur, R., and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377-385.
- Mackay, W. P., and Mackay, E. E. 2010. *The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus Pachycondyla (Hymenoptera: Formicidae)*. Edwin Mellon Press, Lewiston, New York.
- Malezieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S., and Valantin-Morison, M. 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29:43-62.
- Malézieux, E. 2011. Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development* 32:15-29.
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tourdonnet, S., and Valantin-Morison, M. 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29:43-62.
- Malumbres-Olarte, J., Vink, C. J., Ross, J. G., Cruickshank, R. H., and Paterson, A. M. 2013. The role of habitat complexity on spider communities in native alpine grasslands of New Zealand. *Insect Conservation and Diversity* 6:124-134.
- Marin, D. H., Romero, R. A., Guzman, M., and Sutton, T. B. 2003. Black Sigatoka: an increasing threat to banana cultivation. *Plant disease* 87:208-222.
- Mariño, Y. A., Pérez, M.-E., Gallardo, F., Trifilio, M., Cruz, M., and Bayman, P. 2016. Sun vs. shade affects infestation, total population and sex ratio of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) in Puerto Rico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 222:258-266.
- Matthews, G. A. 2006. *Pesticides: health, safety, and the environment*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK.
- Mendoza, A. R., and Sikora, R. A. 2009. Biological control of *Radopholus similis* in banana by combined application of the mutualistic endophyte *Fusarium oxysporum* strain 162, the egg pathogen *Paecilomyces lilacinus* strain 251 and the antagonistic bacteria *Bacillus firmus*. *BioControl* 54:263-272.
- Meredith, D. S., and Lawrence, J. S. 1969. Black Leaf Streak Disease of bananas (*Mycosphaerella fijiensis*) : symptoms of disease in Hawai, and notes on the conidial state of the causal fungus. *Transactions of the British Mycological Society* 52:459-476.
- Meredith, D. S., and Lawrence, J. S. 1970. Black leaf streak disease of bananas (*Mycosphaerella fijiensis*) : susceptibility of cultivars. *Tropical Agriculture, Trin.* 47:275-287.
- Meredith, M. A. 1970. Banana leaf spot disease (Sigatoka) caused by *Mycosphaerella musicola* Leach. Page 147p *Commonwealth Mycol. Inst. Phytopathological papers*, Kew.

- Mestre, J., and Rhino, B. 1997. Les études sur le charançon des bananiers, *Cosmopolites sordidus* (Germar, 1924): Bilan sommaire – Neufchâteau 1995–1997.
- Mobambo, K. N., Gauhl, F., Vuylsteke, D., Ortiz, R., Pasberggahl, C., and Swennen, R. 1993. Yield loss in plantain from Black Sigatoka Leaf Spot and field performance of resistant hybrids. *Field Crops Research* 35:35-42.
- Moens, T., Araya, M., Swennen, R., and De Waele, D. 2004. Enhanced biodegradation of nematicides after repetitive applications and its effect on root and yield parameters in commercial banana plantations. *Biology and Fertility of Soils* 39:407-414.
- Mollot, G., Tixier, P., Lescourret, F., Quilici, S., and Duyck, P.-F. 2012. New primary resource increases predation on a pest in a banana agroecosystem. *Agricultural and Forest Entomology* 14:317-323.
- Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., and Bugmann, H. 2014. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters* 17:1526-1535.
- Mouen Bedimo, J., Bieysse, D., Nyassé, S., Nottéghem, J., and Cilas, C. 2010. Role of rainfall in the development of coffee berry disease in *Coffea arabica* caused by *Colletotrichum kahawae*, in Cameroon. *Plant pathology* 59:324-329.
- Multigner, L., Ndong, J. R., Giusti, A., Romana, M., Delacroix-Maillard, H., Cordier, S., Jégou, B., Thome, J. P., and Blanchet, P. 2010. Chlordecone Exposure and Risk of Prostate Cancer. *Journal of Clinical Oncology* 28:3457-3462.
- Mundt, C. C. 2002. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual review of phytopathology* 40:381-410.
- Munier-Jolain, N. M., Guyot, S. H. M., and Colbach, N. 2013. A 3D model for light interception in heterogeneous crop: Weed canopies: Model structure and evaluation. *Ecological Modelling* 250:101-110.
- Nakagawa, S., and Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133-142.
- Neher, D. A. 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of nematology* 33:161.
- Neher, D. A. 2010. Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. Pages 371-394 in: *Annual review of phytopathology*.
- Newton, A., Begg, G., and Swanston, J. 2009. Deployment of diversity for enhanced crop function. *Annals of Applied Biology* 154:309-322.
- Norgrove, L., and Hauser, S. 2013. Black leaf streak disease and plantain fruit characteristics as affected by tree density and biomass management in a tropical agroforestry system. *Agroforestry Systems* 87:349-354.
- Norris, R. F., and Kogan, M. 2005. Ecology of interactions between weeds and arthropods. Pages 479-503 in: *Annual Review of Entomology*.
- Oelbermann, K., Langel, R., and Scheu, S. 2008. Utilization of prey from the decomposer system by generalist predators of grassland. *Oecologia* 155:605-617.
- Oka, Y. 2010. Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments—a review. *Applied Soil Ecology* 44:101-115.
- Orion, D., Levy, Y., Israeli, Y., and Fischer, E. 1999. Scanning electron microscope observations on spiral nematode (*Helicotylenchus multicinctus*)-infested banana roots. *Nematropica* 29:179-183.
- Ortiz, R., Vuylsteke, D., Dumpe, B., and Ferris, R. S. B. 1995. Banana weevil resistance and corm hardness in *Musa* germplasm. *Euphytica* 86:95-102.
- Pacheco, J. A., Mackay, W. P., and Lattke, J. 2013. The systematics and biology of the New World thief ants of the genus *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae). *Edwin Mellen Press Lewiston, NY, USA*.

- Pang, J., Wang, Y., Lambers, H., Tibbett, M., Siddique, K. H., and Ryan, M. H. 2013. Commensalism in an agroecosystem: hydraulic redistribution by deep-rooted legumes improves survival of a droughted shallow-rooted legume companion. *Physiologia plantarum* 149:79-90.
- Pennisi, E. 2010. Armed and dangerous. *Science* 327:804-805.
- Philpott, S. M., Pardee, G. L., and Gonthier, D. J. 2012. Cryptic biodiversity effects: importance of functional redundancy revealed through addition of food web complexity. *Ecology* 93:992-1001.
- Pincebourde, S., and Woods, H. A. 2012. Climate uncertainty on leaf surfaces: the biophysics of leaf microclimates and their consequences for leaf-dwelling organisms. *Functional Ecology* 26:844-853.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and Team, R. C. 2017. Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-131.
- Poeydebat, C., Carval, D., Lapeyre de Bellaire, L., and Tixier, P. 2016. Balancing competition for resources with multiple pest regulation in diversified agroecosystems: a process-based approach to reconcile diversification and productivity. *Ecology and Evolution* 6:8607-8616.
- Polis, G. A., and Strong, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147:813-846.
- Potts, J., Lynch, M., Wilkings, A., Huppé, G., Cunningham, M., and Voora, V. 2014. The state of sustainability initiatives review 2014: Standards and the green economy. International Institute for Sustainable Development (IISD) and the International Institute for Environment and Development (IIED) 332.
- Poveda, K., Gomez, M. I., and Martinez, E. 2008. Diversification practices : their effect on pest regulation and production. *Revista Colombiana de Entomologia* 34:131-144.
- Poveda, K., Martínez, E., Kersch-Becker, M. F., Bonilla, M. A., and Tschardtke, T. 2012. Landscape simplification and altitude affect biodiversity, herbivory and Andean potato yield. *Journal of Applied Ecology* 49:513-522.
- Quénéhervé, P. 1993. Nematode management in intensive banana agrosystems: comments and outlook from the Côte d'Ivoire experience. *Crop protection* 12:164-172.
- Quénéhervé, P. 2008. Integrated management of banana nematodes. Pages 3-62 in: *Integrated Management of Fruit Crops Nematodes*. Springer.
- Quénéhervé, P., Valette, C., Topart, P., Tezenas Du Montcel, H., and Salmon, F. 2009. Nematode resistance in bananas: Screening results on some wild and cultivated accessions of *Musa* spp. *Euphytica* 165:123-136.
- Quénéhervé, P., Chabrier, C., Auwerkerken, A., Topart, P., Martiny, B., and Marie-Luce, S. 2006. Status of weeds as reservoirs of plant parasitic nematodes in banana fields in Martinique. *Crop Protection* 25:860-867.
- Quénéhervé, P., Barrière, V., Salmon, F., Houdin, F., Achard, R., Gertrude, J. C., Marie-Luce, S., Chabrier, C., Duyck, P. F., and Tixier, P. 2011. Effect of banana crop mixtures on the plant-feeding nematode community. *Applied Soil Ecology* 49:40-45.
- Quijas, S., Schmid, B., and Balvanera, P. 2010. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: A new synthesis. *Basic and Applied Ecology* 11:582-593.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., and Habib, R. 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 32:273-303.
- Rezende, M. Q., Venzon, M., Perez, A. L., Cardoso, I. M., and Janssen, A. 2014. Extrafloral nectaries of associated trees can enhance natural pest control. *Agriculture Ecosystems & Environment* 188:198-203.
- Rhino, B., Dorel, M., Tixier, P., and Risède, J.-M. 2010. Effect of fallows on population dynamics of *Cosmopolites sordidus*: toward integrated management of banana fields with pheromone mass trapping. *Agricultural and Forest Entomology* 12:195-202.

- Rice, R. A. 2011. Fruits from shade trees in coffee: how important are they? *Agroforestry Systems* 83:41-49.
- Rieux, A., Soubeyrand, S., Bonnot, F., Klein, E. K., Ngando, J. E., Mehl, A., Ravigne, V., Carlier, J., and de Lapeyre de Bellaire, L. 2014. Long-Distance Wind-Dispersal of Spores in a Fungal Plant Pathogen: Estimation of Anisotropic Dispersal Kernels from an Extensive Field Experiment. *Plos One* 9.
- Ripoche, A., Achard, R., Laurens, A., and Tixier, P. 2012. Modeling spatial partitioning of light and nitrogen resources in banana cover-cropping systems. *European Journal of Agronomy* 41:81-91.
- Risède, J. M., Lescot, T., Cabrera Cabrera, J., Guillon, M., Tomekpé, K., Kema, G. H. J., and Côte, F. 2010. From Science to Field. Banana Case Study - Guide Number 1. Challenging short and mid-term strategies to reduce pesticides in bananas. ENDURE.
- Rivers, A., Barbercheck, M., Govaerts, B., and Verhulst, N. 2016. Conservation agriculture affects arthropod community composition in a rainfed maize–wheat system in central Mexico. *Applied Soil Ecology* 100:81-90.
- Rodriguez-Kabana, R., and Kloepper, J. 1998. Cropping systems and the enhancement of microbial activities antagonistic to nematodes. *Nematropica* 28:144.
- Rodríguez-Kabana, R., Morgan-Jones, G., and Chet, I. 1987. Biological control of nematodes: Soil amendments and microbial antagonists. *Plant and Soil* 100:237-247.
- Rohwer, J. G. 2012. Guide des Plantes Tropicales à l'état sauvage ou acclimatées.
- Root, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats – fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-120.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B., and Schulze, E. D. 2012. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLoS ONE* 7.
- Rosenheim, J. A. 2007. Intraguild predation: New theoretical and empirical perspectives. *Ecology* 88:2679-2680.
- Rosenzweig, M. L. 2003. Reconciliation ecology and the future of species diversity. *ORYX* 37:194-205.
- Sahile, S., Fininsa, C., Sakhuja, P., and Ahmed, S. 2008. Effect of mixed cropping and fungicides on chocolate spot (*Botrytis fabae*) of faba bean (*Vicia faba*) in Ethiopia. *Crop Protection* 27:275-282.
- Sala, O. E., Chapin Iii, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Hueneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., and Wall, D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Schaus, M. H., Townsend, V. R., and Illinik, J. J. 2013. Food choice of the Neotropical harvestman *Erginulus clavotibialis* (Opiliones: Laniatores: Cosmetidae). *Journal of Arachnology* 41:219-221.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E. D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Bessler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L. W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., Klein, A. M., Koller, R., König, S., Kowalski, E., Kummer, V., Kuu, A., Lange, M., Lauterbach, D., Middelhoff, C., Migunova, V. D., Milcu, A., Müller, R., Partsch, S., Petermann, J. S., Renker, C., Rottstock, T., Sabais, A., Scheu, S., Schumacher, J., Temperton, V. M., and Tschardt, T. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553-556.
- Schipanski, M. E., Barbercheck, M., Douglas, M. R., Finney, D. M., Haider, K., Kaye, J. P., Kemanian, A. R., Mortensen, D. A., Ryan, M. R., Tooker, J., and White, C. 2014. A framework for evaluating ecosystem services provided by cover crops in agroecosystems. *Agricultural Systems* 125:12-22.
- Schoeny, A., Menat, J., Darsonval, A., Rouault, F., Jumel, S., and Tivoli, B. 2008. Effect of pea canopy architecture on splash dispersal of *Mycosphaerella pinodes* conidia. *Plant Pathology* 57:1073-1085.

- Schroth, G., Krauss, U., Gasparotto, L., and Duarte, J. A. 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agroforestry Systems* 50:199-241.
- Seidelmann, K. N., Scherer-Lorenzen, M., and Niklaus, P. A. 2016. Direct vs. Microclimate-Driven Effects of Tree Species Diversity on Litter Decomposition in Young Subtropical Forest Stands. *PloS one* 11:e0160569.
- Seinhorst, J. W. 1962. Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica* 8:117-128.
- Sekiya, N., Araki, H., and Yano, K. 2011. Applying hydraulic lift in an agroecosystem: forage plants with shoots removed supply water to neighboring vegetable crops. *Plant and soil* 341:39-50.
- Shili-Touzi, I., De Tourdonnet, S., Launay, M., and Dore, T. 2010. Does intercropping winter wheat (*Triticum aestivum*) with red fescue (*Festuca rubra*) as a cover crop improve agronomic and environmental performance? A modeling approach. *Field Crops Research* 116:218-229.
- Shipley, B. 2000. A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs. *Structural Equation Modeling* 7:206-218.
- Shipley, B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90:363-368.
- Sibma, L., Kort, J., and De Wit, C. 1964. Experiments on competition as a means of detecting possible damage by nematodes. Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen.
- Siddiqui, Z. A., and Mahmood, I. 1996. Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: a review. *Bioresource Technology* 58:229-239.
- Soliveres, S., Van Der Plas, F., Manning, P., Prati, D., Gossner, M. M., Renner, S. C., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Binkenstein, J., Birkhofer, K., Blaser, S., Blüthgen, N., Boch, S., Böhm, S., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Heinze, J., Hölzel, N., Jung, K., Klaus, V. H., Kleinebecker, T., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Morris, E. K., Müller, J., Oelmann, Y., Overmann, J., Pašalić, E., Rillig, M. C., Schaefer, H. M., Schlöter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schruppf, M., Sikorski, J., Socher, S. A., Solly, E. F., Sonnemann, I., Sorkau, E., Steckel, J., Steffan-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Türke, M., Venter, P. C., Weiner, C. N., Weisser, W. W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Wolters, V., Wubet, T., Wurst, S., Fischer, M., and Allan, E. 2016. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature* 536:456-459.
- Somarriba, E., and Harvey, C. 2003. ¿ Cómo integrar producción sostenible y conservación de biodiversidad en cacaotales orgánicos indígenas. *Agroforestería en las Américas* 10:12-17.
- Soto-Pinto, L., Perfecto, I., and Caballero-Nieto, J. 2002. Shade over coffee: its effects on berry borer, leaf rust and spontaneous herbs in Chiapas, Mexico. *Agroforestry systems* 55:37-45.
- Staudacher, K., Schallhart, N., Thalinger, B., Wallinger, C., Juen, A., and Traugott, M. 2013. Plant diversity affects behavior of generalist root herbivores, reduces crop damage, and enhances crop yield. *Ecological Applications* 23:1135-1145.
- Steffan-Dewenter, I., Kessler, M., Barkmann, J., Bos, M. M., Buchori, D., Erasmi, S., Faust, H., Gerold, G., Glenk, K., Gradstein, S. R., Guhardja, E., Harteveld, M., Hertel, D., Hohn, P., Kappas, M., Kohler, S., Leuschner, C., Maertens, M., Marggraf, R., Migge-Kleian, S., Mogeia, J., Pitopang, R., Schaefer, M., Schwarze, S., Sporn, S. G., Steingrebe, A., Tjitrosoedirdjo, S. S., Tjitrosoemito, S., Twele, A., Weber, R., Woltmann, L., Zeller, M., and Tscharrntke, T. 2007. Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:4973-4978.
- Stover, R. H. 1983. Effet du cercospora noir sur les plantains en Amérique centrale. *Fruits* 38:326-329.
- Stover, R. H., and Simmonds, N. W. 1987. Bananas. Third edition ed. Longman, Essex.
- Straub, C. S., and Snyder, W. E. 2008. Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology* 89:1605-1615.
- Suatunce, P., Somarriba, E., Harvey, C., and Finnegan, B. 2003. Floristic composition and structure of forests and cacao plantations in the indigenous territories of Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 10:31-35.

- Symondson, W. O. C., Sunderland, K. D., and Greenstone, M. H. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47:561-594.
- Tabarant, P. 2011. Effets d'apport de matières organiques sur le contrôle biologique des nématodes parasites du bananier en Guadeloupe. AgroParisTech, Paris.
- Tahvanainen, J. O., and Root, R. B. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10:321-346.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press.
- Tilman, D., Lehman, C. L., and Thomson, K. T. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the national academy of sciences* 94:1857-1861.
- Tilman, D., Reich, P. B., and Knops, J. M. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629-632.
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., and Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418:671-677.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., and Lehman, C. 2001a. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843-845.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D., and Swackhamer, D. 2001b. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292:281-284.
- Tinzaara, W., Gold, C. S., Kagezi, G. H., Dicke, M., Van Huis, A., Nankinga, C. M., Tushemereirwe, W., and Ragama, P. E. 2005. Effects of two pheromone trap densities against banana weevil, *Cosmopolites sordidus*, populations and their impact on plant damage in Uganda. *J. Appl. Entomol.* 129:265-271.
- Tivoli, B., Calonnec, A., Richard, B., Ney, B., and Andrivon, D. 2013. Current knowledge on plant/canopy architectural traits that reduce the expression and development of epidemics. *European Journal of Plant Pathology* 135:471-478.
- Tixier, P., Malézieux, E., Dorel, M., and Wery, J. 2008. SIMBA, a model for designing sustainable banana-based cropping systems. *Agricultural Systems* 97:139-150.
- Trenbath, B. R. 1993. Intercropping for the management of pests and diseases. *Field Crops Research* 34:381-405.
- Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T. C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., and Whitbread, A. 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological conservation* 151:53-59.
- Tscharntke, T., Clough, Y., Bhagwat, S. A., Buchori, D., Faust, H., Hertel, D., Hölscher, D., Juhrendt, J., Kessler, M., Perfecto, I., Scherber, C., Schroth, G., Veldkamp, E., and Wanger, T. C. 2011. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes - A review. *Journal of Applied Ecology* 48:619-629.
- Tully, K. L., Lawrence, D., and Scanlon, T. M. 2012. More trees less loss: nitrogen leaching losses decrease with increasing biomass in coffee agroforests. *Agriculture, ecosystems & environment* 161:137-144.
- Tully, K. L., Lawrence, D., and Wood, S. A. 2013. Organically managed coffee agroforests have larger soil phosphorus but smaller soil nitrogen pools than conventionally managed agroforests. *Biogeochemistry* 115:385-397.
- Turnbull, L. A., Levine, J. M., Loreau, M., and Hector, A. 2013. Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology letters* 16 Suppl 1:116-127.
- USDA. 2006. Keys to Soil Taxonomy.
- van der Putten, W. H., Cook, R., Costa, S., Davies, K. G., Fargette, M., Freitas, H., Hol, W. H. G., Kerry, B. R., Maher, N., Mateille, T., Moens, M., de la Peña, E., Piskiewicz, A., Raeymaekers, A., Rodriguez-Echeverria, S., and van der Wurff, A. W. G. 2006. Nematode interactions in Nature: Models for sustainable control of nematode pests of crop plants? *Advances in Agronomy* 89:227-260.

- van Noordwijk, M. 1996. Mulch and shade model for optimum alley cropping design depending on soil fertility. Pages 51–72 in: *Tree–Crop Interactions: A Physiological Approach*. O. C. K. a. H. P., ed. CAB international, Wallingford, UK.
- Venables, W. N., and Ripley, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition ed. Springer, New-York.
- Venkatapen, C. 2012. Étude des déterminants géographiques et spatialisation des stocks de carbone des sols de la Martinique. Antilles-Guyane.
- Vilardebo, A. 1973. Le coefficient d'infestation, critere d'evaluation du degre d'attaques des bananeraies par *Cosmopolites sordidus* Germ. le charancon noir du bananier. *Fruits* 28:417-431.
- Vinatier, F., Chailleux, A., Duyck, P.-F., Salmon, F., Lescourret, F., and Tixier, P. 2010. Radiotelemetry unravels movements of a walking insect species in heterogeneous environments. *Animal Behaviour* 80:221-229.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., and Melillo, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494-499.
- Wackers, F. L., Romeis, J., and van Rijn, P. 2007. Nectar and pollen feeding by insect herbivores and implications for multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology* 52:301-323.
- Wang, K. H., Myers, R. Y., Srivastava, A., and Sipes, B. S. 2015. Evaluating the predatory potential of carnivorous nematodes against *Rotylenchulus reniformis* and *Meloidogyne incognita*. *Biological Control* 88:54-60.
- Wardle, D. A., and Jonsson, M. 2014. Long-term resilience of above- and belowground ecosystem components among contrasting ecosystems. *Ecology* 95:1836-1849.
- Way, M. J., and Khoo, K. C. 1992. Role of ants in pest-management. *Annual Review of Entomology* 37:479-503.
- Werling, B. P., and Gratton, C. 2010. Local and broadscale landscape structure differentially impact predation of two potato pests. *Ecological Applications* 20:1114-1125.
- Whitehead, A. G., and Hemming, J. R. 1965. A comparison of some quantitative methods of extracting small vermiform nematodes from soil. *Annals of Applied Biology* 55:25-38.
- Wild, A. L. 2005. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 834:1-25.
- Willocquet, L., Savary, S., Fernandez, L., Elazegui, F. A., Castilla, N., Zhu, D., Tang, Q., Huang, S., Lin, X., Singh, H. M., and Srivastava, R. K. 2002. Structure and validation of RICEPEST, a production situation-driven, crop growth model simulating rice yield response to multiple pest injuries for tropical Asia. *Ecological Modelling* 153:247-268.
- Wilson, E. O. 2003. *Pheidole in the New World - A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus*. Cambridge, Massachusetts.
- Winowiecki, L. 2008. Soil biogeochemical patterns in the Talamanca foothills, Costa Rica: Local soil knowledge and implications for agroecosystems. CATIE, Turrialba (Costa Rica) University of Idaho, Moscow, ID (EUA).
- Yeates, G. W. 1987. How plants affect nematodes *Advanced Ecological Research* 17:63-113.
- Zaller, J. G., Moser, D., Drapela, T., Schmöger, C., and Frank, T. 2009. Parasitism of stem weevils and pollen beetles in winter oilseed rape is differentially affected by crop management and landscape characteristics. *BioControl* 54:505-514.
- Zehnder, G., Gurr, G. M., Kuhne, S., Wade, M. R., Wratten, S. D., and Wyss, E. 2007. Arthropod pest management in organic crops. *Annual Review of Entomology* 52:57-80.
- Zhao, J., Wan, S., Zhang, C., Liu, Z., Zhou, L., and Fu, S. 2014. Contributions of understory and/or overstory vegetations to soil microbial PLFA and nematode diversities in eucalyptus monocultures. *PloS one* 9:e85513.
- Zhao, Z. H., Reddy, G. V. P., Hui, C., and Li, B. L. 2016. Approaches and mechanisms for ecologically based pest management across multiple scales. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 230:199-209.



- Zuppinger-Dingley, D., Schmid, B., Petermann, J. S., Yadav, V., De Deyn, G. B., and Flynn, D. F. B. 2014. Selection for niche differentiation in plant communities increases biodiversity effects. *Nature* 515:108-111.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., and Smith, G. M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.